PLANTA

ARCHIV FÜR WISSENSCHAFTLICHE BOTANIK

UNTER MITWIRKUNG VON

E. BÜNNING-TÜBINGEN, A. ERNST-ZÜRICH, H. v. GUTTENBERG-ROSTOCK,
R. HARDER-GÖTTINGEN, W. SCHUMACHER-BONN, G. TISCHLER-KIEL

HERAUSGEGEBEN VON

WILHELM RUHLAND UND OTTO RENNER

44. BAND, 1. HEFT

MIT 54 TEXTABBILDUNGEN

(ABGESCHLOSSEN AM 23. AUGUST 1954)

BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
SPRINGER-VERLAG
1954

Planta (Berl.)

Preis DM 19.80

Planta. Archiv für wissenschaftliche Botanik.

Begründet 1925. Herausgegeben von *W. Ruhland, H. Winkler.* Berlin, Springer. Bis Band 21 als „Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie, Abteilung E: Planta".

Die Zeitschrift **„Planta"**, Archiv für wissenschaftliche Botanik steht in deutscher Sprache oder einer der Kongreßsprachen, sofern sie die Muttersprache des Autors ist, abgefaßten Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Botanik, abgesehen von solchen rein systematischen oder floristischen Inhalts, offen.

Arbeiten, welche einen Vermerk des Verfassers „Kurze Mitteilung" tragen, werden sobald als möglich außerhalb der Reihenfolge des Eingangs abgedruckt. Ihr Umfang darf 4 Druckseiten nicht überschreiten; die Beigabe von Abbildungen ist nur in Ausnahmefällen angängig.

Die Zeitschrift erscheint zur Ermöglichung raschester Veröffentlichung zwanglos in einzeln berechneten Heften, die zu Bänden vereinigt werden.

Der Autor erhält einen Unkostenersatz von DM 20.— für den 16seitigen Druckbogen, jedoch im Höchstfalle DM 60.— für eine Arbeit. Für „Kurze Mitteilungen" wird ein Unkostenersatz nicht erstattet.

Es wird ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß mit der Annahme des Manuskriptes und seiner Veröffentlichung durch den Verlag das ausschließliche Verlagsrecht für alle Sprachen und Länder an den Verlag übergeht. Grundsätzlich dürfen nur Arbeiten eingereicht werden, die vorher weder im Inland noch im Ausland veröffentlicht worden sind, und die auch nachträglich nicht anderweitig zu veröffentlichen der Autor sich verpflichtet.

Es ist ferner ohne ausdrückliche Genehmigung des Verlages nicht gestattet, photographische Vervielfältigungen, Mikrofilme, Mikrophote u. ä., von den Zeitschriftenheften, von einzelnen Beiträgen oder von Teilen daraus herzustellen.

Die Mitarbeiter erhalten von ihrer Arbeit bis auf weiteres zusammen 75 Sonderdrucke unentgeltlich.

Aufnahmebedingungen siehe 3. Umschlagseite.

Alle Manuskripte und Anfragen sind zu richten an

Professor Dr. Wilhelm Ruhland, (14a) *Unterdeufstetten über Crailsheim,* oder an *Professor Dr. Otto Renner,* (13b) *München 38, Botanische Staatsanstalten, Menzinger Straße 67.*

Springer-Verlag

Berlin W 35, Reichpietschufer 20, Fernsprecher 249251

und

Heidelberg, Neuenheimer Landstr. 24, Fernsprecher 2440

Vertriebsvertretung im Ausland:

Lange, Maxwell & Springer Ltd., 242 Marylebone Road, London N.W.1

Inhaltsverzeichnis.

44. Band. 1. Heft

Seite

Drawert, H., Untersuchungen zur plasmolytischen Bestimmung der Wasserpermeabilität. (Ein Beitrag zum Einfluß der C_H auf die Wasseraufnahme.) Mit 5 Textabbildungen 1

Bünning, E., und M. Konder, Tageslänge, Blattwachstum und Blütenbildung. Mit 12 Textabbildungen 9

Thielke, Ch., Die histologische Struktur des Sproßvegetationskegels einiger Commelinaceen unter Berücksichtigung panaschierter Formen. Mit 23 Textabbildungen 18

Resch, A., Beiträge zur Cytologie des Phloems. (Entwicklungsgeschichte der Siebröhrenglieder und Geleitzellen bei *Vicia Faba* L.) Mit 14 Textabbildungen 75

Bauer, L., Zum extrafaszikulären Wasserweg in der Wurzel. (Erwiderung auf Hülsbruchs Mitteilung.) 99

Hülsbruch, M., Zum extrafaszikulären Wasserweg in der Wurzel. (Stellungnahme zu vorstehender Erwiderung.) 102

Planta, Bd. 44, S. 1—8 (1954).

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Freien Universität Berlin.

UNTERSUCHUNGEN ZUR PLASMOLYTISCHEN BESTIMMUNG DER WASSERPERMEABILITÄT.

EIN BEITRAG ZUM EINFLUSS DER c_H AUF DIF WASSERAUFNAHME.

Von

HORST DRAWERT.

Mit 5 Textabbildungen.

(Eingegangen am 22. März 1954.)

I. Einleitung.

In einer vorhergehenden Arbeit (DRAWERT 1952) wurde bereits darauf hingewiesen, daß die in der Literatur vorhandenen Angaben über den Einfluß der Wasserstoffionenkonzentration der Außenlösung auf die Wasserpermeabilität des Protoplasten recht widersprechend sind. Diese Diskrepanz finden wir nicht nur bei den mit der gravimetrischen Methode gewonnenen Ergebnissen, sondern auch bei den auf plasmolytischem Wege erhaltenen Befunden. Die meisten Autoren erhalten in Abhängigkeit von der c_H eingipfelige Kurven mit einem Optimum oder auch Minimum der Wasserpermeabilität in der Nähe des Neutralpunktes oder etwas weiter im sauren Bereich um p_H 5. Dieser letzte Wert wird im allgemeinen als der isoelektrische Punkt (IEP) des Plasmas angesehen.

Bei dem Vergleich der vorliegenden Ergebnisse fällt also einmal auf, daß einige Autoren im angenommenen IEP des Plasmas bzw. im Neutralpunkt ein Optimum der Wasserpermeabilität finden, andere aber ein Minimum zum Teil sogar bei der Benutzung desselben Objektes. Ferner erhalten einige Autoren bei Beobachtung der Plasmolyse und der Deplasmolyse in beiden Fällen gleichsinnig, andere Autoren aber spiegelbildlich verlaufende Kurven. So geben bei Deplasmolyse ein Optimum an: KACZMAREK, SEEMANN, v. GUTTENBERG und MEINL, DRAWERT (1952); bei Plasmolyse: STRUGGER (1934, nach Vorbehandlung), L. und M. BRAUNER, SEEMANN, v. GUTTENBERG und MEINL, DRAWERT (1952). Ein Minimum finden dagegen bei Deplasmolyse: DE HAAN, L. und M. BRAUNER; bei Plasmolyse: KACZMAREK, PFEIFFER.

Schon in Anbetracht des Interesses, das die Wuchsstofforschung der Beeinflussung der Wasserpermeabilität durch die c_H entgegenbringt (vgl. unter anderen POHL, v. GUTTENBERG und MEINL, MEINL und v. GUTTENBERG) und im Rahmen der Frage nach der Beteiligung nichtosmotischer Komponenten bei der Wasseraufnahme plasmolysierter Protoplasten (BOGEN und PRELL, BOGEN), schien es lohnend, der Ursache dieser sich widersprechenden Ergebnisse nachzugehen. Als Versuchsobjekte dienten

die Ober- und Unterepidermiszellen der Schuppenblätter von *Allium cepa*.

Die Versuche wurden jahrelang zu verschiedenen Jahreszeiten mit ruhenden, treibenden und völlig ausgetriebenen Zwiebeln unterschiedlicher Herkünfte in Jena und anschließend in Berlin wiederholt mit dem Ergebnis, daß die Versuchsprotokolle dasselbe bunte Bild aufweisen wie die kurz geschilderten Angaben aus der Literatur. Irgendein kausaler Zusammenhang konnte bisher nicht aufgedeckt werden, so daß sich eine eingehende Darstellung der Versuchsergebnisse erübrigt. Im folgenden sollen nur einige der mit der Deplasmolysemethode erhaltenen Kurven gebracht werden, um zu zeigen, daß man sich bei zellphysiologischen Untersuchungen nicht nur mit einigen wenigen Versuchsreihen begnügen darf und auch die erhaltenen Ergebnisse nicht ohne weiteres verallgemeinern kann.

II. Methodik.

In der Methode folgte ich L. und M. BRAUNER nur mit dem Unterschied, daß die Einstellung der p_H-Werte nicht mit Citronensäure und sekundärem Natriumphosphat erfolgte, sondern mit reinen Phosphatpuffern (DRAWERT 1937, S. 92, Tabelle 2). Nach früheren Untersuchungen (DRAWERT 1952) ist der störende osmotische Effekt in dem interessierenden p_H-Bereich bei reinen Phosphatgemischen geringer als in den Citronensäure-Phosphatpuffern. Die für 60 min in 0,7 mol Saccharose, zum Teil auch in Glucose oder KNO_3 vorplasmolysierten Epidermen wurden in Phosphatpuffergemischen + 0,2 mol Saccharose deplasmolysiert und die Deplasmolysezeit t bestimmt. In den wiedergegebenen Kurven — mit Ausnahme von Abb. 1 und 2 — wird entsprechend dem Verfahren von L. und M. BRAUNER die Deplasmolysegeschwindigkeit $v = 100/t$ als Maß für die Wasserpermeabilität benutzt.

Ferner prüfte ich, ob sich die Epidermen der einzelnen Schuppen einer Zwiebel in der Deplasmolysezeit unterscheiden. Wie Abb. 1 und 2 zeigen, bestehen für beide Epidermen von Schuppe zu Schuppe ganz beträchtliche Differenzen. Auch zwischen verschiedenen Zwiebeln treten beachtliche Unterschiede auf. Aus den Untersuchungen von FREY-WYSSLING und v. RECHENBERG wissen wir, daß diese Unterschiede nicht auf einer verschiedenen Wasserpermeabilität zu beruhen brauchen, sondern auch durch unterschiedliches Zellvolumen bedingt sein können. Zur Information, wieweit hier die Zellengröße eine Rolle mitspielt, wurden in einem Teil der Versuche Länge und Breite der Zellen gemessen und das Produkt aus beiden Werten als Größenindex der Zellen benutzt. Wie Abb. 1 und 2 belegen, sind wohl ohne Zweifel die Differenzen in den Deplasmolysezeiten jedenfalls zum Teil auf die unterschiedlichen Zellengrößen zurückzuführen. Wieweit an diesen Unterschieden auch noch die Wasserpermeabilität beteiligt ist, wurde nicht näher geprüft. Bei vergleichenden Untersuchungen muß also darauf geachtet werden, daß

nur gleich alte Schuppenblätter mit annähernd gleich großen Zellen zur Verwendung kommen.

Auffallend ist sowohl der recht einheitliche osmotische Druck der Zellsäfte wie auch das parallele Verhalten von Unter- und Oberepidermis. Grenzplasmolytische Bestimmungen mit Rohrzuckerlösungen ergaben für die ersten 5 fleischigen Schuppenblätter einer ruhenden Zwiebel der

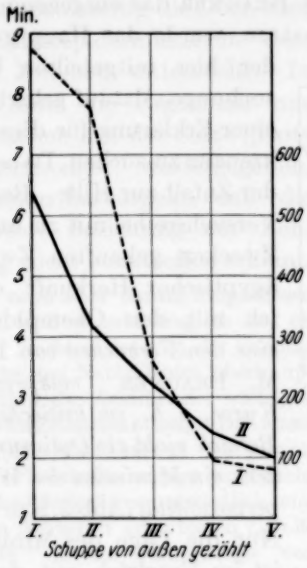


Abb. 1.

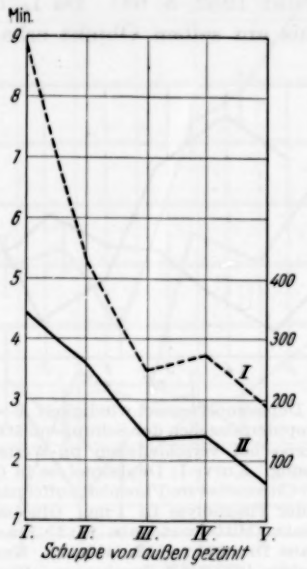


Abb. 2.

Abb. 1. Kurve 1: Deplasmolysezeit t in Minuten (linke Ordinate) von Oberepidermiszellen der Schuppenblätter von *Allium cepa* (Rote Braunschweiger) in 0,2 mol Saccharose nach einer vorhergehenden Plasmolyse in 0,7 mol. Saccharose (Mittelwerte aus je 20 Einzelmessungen). Kurve II: Produkt aus Länge und Breite der Zellen in Mikrometereinheiten (rechte Ordinate, Mittelwerte aus 10 Einzelmessungen). Abszisse: Kennzeichnung der Schuppenblätter, von außen nach innen gezählt.

Abb. 2. Wie Abb. 1 nur für die Unterepidermis derselben Zwiebelschuppen.

Sorte „Rote Braunschweiger" für Ober- und Unterepidermis folgende Werte (Schuppen von außen gezählt): Schuppe I und II 0,40 mol, Schuppe III 0,41 mol, Schuppe IV 0,40 mol und Schuppe V 0,36 mol Saccharose.

Entsprechend dem bekannten differenten Verhalten der einzelnen Zonen der Schuppenblätter dienten nur die Zellen der Schuppenmitte als Versuchsobjekte.

III. Versuchsergebnisse.

In den früher veröffentlichten Deplasmolyseversuchen (Drawert 1952, S. 70, Abb. 1) erhielt ich in Abhängigkeit von der c_H an den Oberepidermen von *Allium cepa* ein Optimum der Wasserpermeabilität zwischen p_H 6,5 und 7,0. Zum Vergleich ist die erhaltene Kurve I in Abb. 3

nochmals wiedergegeben. Dieser Befund steht im Einklang mit den Angaben von KACZMAREK, SEEMAN und v. GUTTENBERG und MEINL, wenn wir von der genauen Lage des Optimums auf der p_H-Skala absehen. Er ist aber unvereinbar mit den Ergebnissen von DE HAAN und L. und M. BRAUNER. Es wurde aber auch schon darauf hingewiesen, daß die Plasmolyse-Deplasmolysemethode keine sehr zuverlässigen Werte ergab (DRAWERT 1952, S. 68). Da L. und M. BRAUNER das entgegengesetzte Ergebnis am selben Objekt erhalten hatten, wurde das Hauptgewicht der hier mitgeteilten Untersuchungen darauf gelegt, nach einer Erklärung für diese Diskrepanz zu suchen. Dabei kam der Zufall zur Hilfe. Bei einer Versuchsreihe mit zu anderen Zwecken gekauften Zwiebeln ägyptischer Herkunft erhielt ich mit den Oberepidermen *eine den Versuchen von* L. *und* M. BRAUNER *entsprechende Kurve, d. h., im kritischen* p_H*-Bereich nicht ein Optimum sondern ein Minimum der Wasserpermeabilität* (Abb. 3, Kurve II). Nur die Lage des Minimums ist im Vergleich mit den Ergebnissen von L. und M. BRAUNER von p_H 5,3 nach p_H 7,0 verschoben.

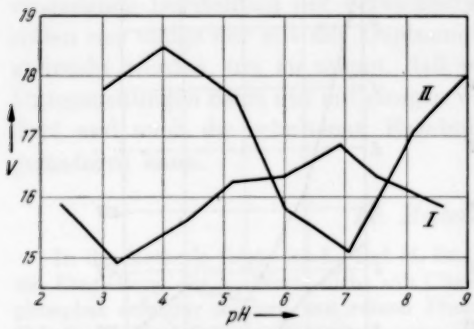


Abb. 3. Deplasmolysegeschwindigkeit $v = 100/t$ von Oberepidermiszellen der Schuppenblätter von *Allium cepa* bei verschiedenen p_H-Werten der Außenlösung. Kurve I: Deplasmolyse in 0,2 mol Glucose + Citronensäure/Phosphatpuffer nach vorhergehender Plasmolyse in 1 mol Glucose ohne Pufferzusatz (Mittelwerte aus je 27 Einzelmessungen, aus DRAWERT 1952, Abb. 1). Kurve II: Deplasmolyse in 0,2 mol Saccharose + Phosphatpuffer nach vorhergehender Plasmolyse in 0,7 mol Saccharose ohne Pufferzusatz (Mittelwerte aus je 55 Einzelmessungen).

Eine Vitalfärbung der Oberepidermiszellen mit Neutralrot führte zu einer violettroten Zellsaftfärbung ohne Auftreten einer Vacuolenkontraktion (DRAWERT 1938). Die Zellen verhielten sich also bei dieser Zwiebelsorte gegenüber Neutralrot abweichend, da im allgemeinen die Oberepidermis ruhender Zwiebeln mit Neutralrot eine zinnoberrote Zellsaftfärbung mit ausgeprägter Vacuolenkontraktion zeigt. Dieses abweichende Verhalten gegenüber Neutralrot ließ die Vermutung aufkommen, daß zwischen dem unterschiedlichen Verlauf der Wasserpermeabilitätskurve in Abhängigkeit von der Außen-c_H bei verschiedenem Zwiebelmaterial und der Acidität bzw. dem Kolloidreichtum des Zellsaftes ein kausaler Zusammenhang bestehen könnte.

Leider konnte von den Zwiebeln ägyptischer Herkunft nicht mehr genügend Material beschafft werden, um dieser Vermutung nachzugehen. Da sich die Unterepidermiszellen der Schuppenblätter anthocyanfreier Zwiebeln mit Neutralrot aber immer violettrot färben und ohne besonde-

ren Wundreiz auch keine Vacuolenkontraktion aufweisen, war bei einem Zutreffen der gehegten Vermutung bei den Unterepidermiszellen zwischen p_H 5 und 7 ein Minimum der Wasserpermeabilität zu erwarten. Für diese Versuche dienten ruhende Zwiebeln eigener Ernte der Sorten „Zittauer Gelbe" und „Rote Braunschweiger". Zum Vergleich wurden gleichzeitig die Ober- und die Unterepidermiszellen derselben Zwiebeln untersucht. In Abb. 4 sind die Ergebnisse aus 2 Versuchen mit der Sorte „Rote Braunschweiger" wiedergegeben, aus denen hervorgeht, daß die vermutete Beziehung zur Zellsaft-c_H nicht zuzutreffen scheint.

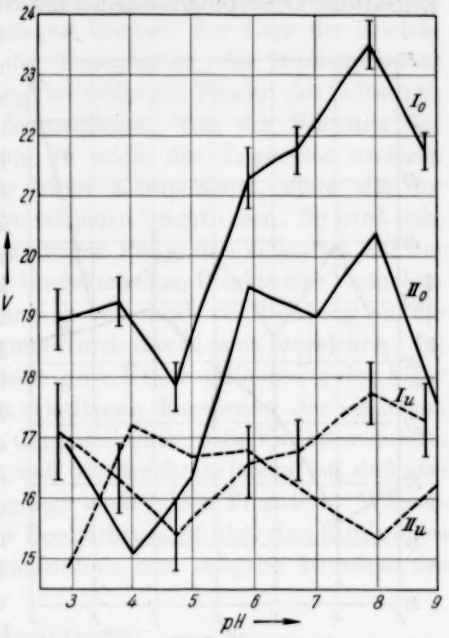


Abb. 4. Deplasmolysegeschwindigkeit $v = 100/t$ von Ober- und Unterepidermiszellen der Schuppenblätter von *Allium cepa* bei verschiedenen p_H-Werten der Außenlösung. Deplasmolyse in 0,2 mol Saccharose + Phosphatpuffer nach vorhergehender Plasmolyse in 0,7 mol Saccharose ohne Pufferzusatz (Mittelwerte aus je 50 Einzelmessungen). Kurve I_o Oberepidermis, Kurve I_u Unterepidermis derselben Schuppen. Kurven II_o und II_u entsprechend Kurven I_o und I_u aber eine andere Versuchsreihe. Die zur Ordinate parallelen Striche in den Kurven I_o und I_u geben die mittleren Fehler an.

Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß es sehr fraglich ist, ob uns der Farbton des von der Vacuole gespeicherten Neutralrotes überhaupt etwas über die Acidität der wäßrigen Phase des Zellsaftes aussagt (Drawert 1951). Für den Farbton des gespeicherten Farbstoffes werden wohl mehr die Zellsaftkolloide verantwortlich sein, die den Farbstoff adsorbieren („volle Zellsäfte" in der Terminologie von Höfler). Es besteht durchaus die Möglichkeit, daß trotz gleichen Farbtons des Neutralrotes sich die Zellen in der c_H der wäßrigen Phase des Zellsaftes unterscheiden, die für die Wasserpermeabilität wichtiger sein dürfte (Ladungsänderung der Plasmagrenzflächen) als die Natur der Zellsaftkolloide.

Wie aus Abb. 4 hervorgeht, liegt das Optimum der Wasseraufnahme durch die Oberepidermiszellen bei den benutzten Zwiebeln im schwach alkalischen Bereich bei p_H 8, und zwischen p_H 4 und 5 ist ein Minimum anzutreffen. Bei ähnlichem Verhalten der Oberepidermiszellen zeigen aber die beiden Kurven für die Unterepidermiszellen der 2 Versuchsreihen einen fast spiegelbildlichen Verlauf. Das Anthocyan der Unterepidermiszellen hatte in beiden Fällen den gleichen roten Farbton.

Zwiebeln, die zu treiben beginnen, speichern Neutralrot auch in vielen Zellen der Oberepidermis mit violettrotem Farbton im Zellsaft und

dementsprechend unterbleibt auch eine Kontraktion der Vacuole (DRAWERT 1938). Diese Erscheinung wurde eingehender verfolgt mit dem Ergebnis, daß nur beim Beginn des Treibens mit Neutralrot eine „Mosaikfärbung" zu erhalten ist. Bei stärker ausgetriebenen Zwiebeln färbt sich der Zellsaft der Oberepidermiszellen mit Neutralrot wieder mehr oder weniger einheitlich zinnoberrot bis orange und die Zellen weisen eine sehr starke Vacuolenkontraktion auf.

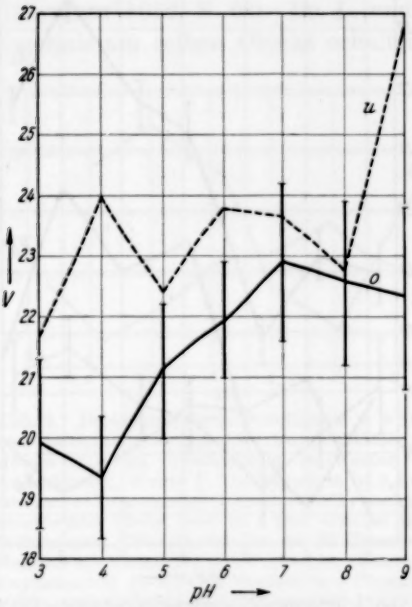


Abb. 5. Wie Abb. 4 aber für Zwiebeln, die zu treiben begonnen haben. Kurve *o*: Oberepidermis, Kurve *u*: Unterepidermis derselben Schuppen (Mittelwerte aus je 50 Einzelmessungen). Die zur Ordinate parallelen Striche in der Kurve *o* geben die mittleren Fehler an.

Entsprechend dem unterschiedlichen Verhalten der Oberepidermis der Schuppenblätter austreibender Zwiebeln gegenüber Neutralrot, ist auch in bezug auf die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme die Variationsbreite sehr groß, wie aus den Kurven der Abb. 5 hervorgeht. Dabei zeigt, verglichen mit ruhenden Zwiebeln, die Kurve für die Unterepidermis interessanterweise einen stärker abweichenden Verlauf als die für die Oberepidermis, obwohl im Farbton des gespeicherten Neutralrots und im Ausbleiben einer Vacuolenkontraktion in den Unterepidermiszellen kaum ein Unterschied zwischen ruhenden und treibenden Zwiebeln wahrzunehmen ist. Die Kurve für die Oberepidermis entspricht in ihrem Verlauf etwa der Kurve I in Abb. 3 für ruhende Zwiebeln. Auffallend ist aber der sehr große mittlere Fehler als Zeichen der starken Variationsbreite. Die erhaltenen Werte liegen hier praktisch innerhalb der Fehlergrenze.

IV. Besprechung der Ergebnisse.

Die Ergebnisse belegen, daß bei der Untersuchung eines umfangreichen Materials unterschiedlichen physiologischen Zustandes alle in der Literatur angeführten Befunde — auch die sich widersprechenden — auftreten können. In Abhängigkeit von der c_H des Außenmediums liegen zwischen p_H 4 und 5 und auch zwischen p_H 6 und 8 Minima und Optima der Wasseraufnahmegeschwindigkeit. Ob wir aber das Minimum bei p_H 4—5 und das Optimum zwischen p_H 6 und 8 erhalten werden oder umgekehrt, das läßt sich allerdings noch nicht voraussagen.

Als Arbeitshypothese möchte ich vermuten, daß hier doch der c_H der wäßrigen Phase des Zellsaftes und dem isoelektrischen Punkte der Ampholyte des Tonoplasten und des Plasmalemmas eine Bedeutung zukommen. Zwischen Außenmedium und Vacuole haben wir im Plasmaschlauch eine recht komplizierte Membran, deren elektrische Verhältnisse z. B. von folgenden Faktoren abhängen können: der Lage der isoelektrischen Punkte der Ampholyte des Tonoplasten, des Binnenplasmas und des Plasmalemmas, sowie der c_H der wäßrigen Phasen des Zellsaftes, des Binnenplasmas und des Außenmediums. Von der Wirkung der Elektrolyte ganz abgesehen, kann je nach der Lage der anderen Faktoren die Änderung von nur einer Komponente, etwa die der Außen-c_H, die einzelne Zelle ganz verschieden beeinflussen. So wird sich, je nachdem, ob der p_H-Wert der wäßrigen Phase des Zellsaftes auf der sauren oder der basischen Seite der isoelektrischen Punkte der Vacuolenhaut liegt, die c_H des Außenmediums in verschiedener Richtung auf die Geschwindigkeit der Wasserbewegung durch das Plasma auswirken. Im Grunde genommen ist also gar keine gute Übereinstimmung der sogar meist an verschiedenen Objekten erhaltenen Ergebnisse der einzelnen Autoren zu erwarten, sondern im Gegenteil eine große Variationsbreite. Dabei ist ferner noch zu bedenken, daß die Membran lebend ist, daß also die verschiedenen Stoffwechselvorgänge auch in den Prozeß der Wasserwanderung eingreifen können. Die Beobachtungen über den Einfluß des Sauerstoffes auch auf die Wasseraufnahme und -abgabe beweisen das ja zur Genüge.

Zusammenfassung.

In zahlreichen Versuchsreihen mit den Ober- und Unterepidermiszellen der Schuppenblätter von *Allium cepa* konnte ein Einfluß der c_H des Außenmediums auf die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme mit Hilfe der Deplasmolysemethode bestätigt werden.

Je nach dem „physiologischen Zustand" der Zellen, war entweder bei p_H 4—5 ein Minimum und zwischen p_H 6 und 8 ein Optimum der Aufnahmegeschwindigkeit zu beobachten, oder Minimum und Optimum lagen gerade umgekehrt in der p_H-Skala. Die in der Literatur anzutreffenden sich widersprechenden Angaben spiegeln sich also in den eigenen Versuchsergebnissen wider.

Eine befriedigende Erklärung für diese Erscheinung kann noch nicht gegeben werden. Als Arbeitshypothese wird angenommen, daß bei einer gleichsinnigen Verschiebung der Außen-c_H in Abhängigkeit von der jeweils herrschenden Innen-c_H doch eine unterschiedliche Änderung der elektrischen Verhältnisse in dem als Membran zwischen Zellsaft und Außenmedium liegenden Plasmaschlauch auftreten kann. Je nach der Richtung der sich einstellenden Potentialdifferenz wird diese die Wasseraufnahme hemmen oder fördern.

Literatur.

Bogen, H. J.: Beiträge zur Physiologie der nichtosmotischen Wasseraufnahme. Planta (Berl.) **42**, 140 (1953). — Bogen, H. J., u. H. Prell: Messung nichtosmotischer Wasseraufnahme an plasmolysierten Protoplasten. Planta (Berl.) **41**, 459 (1953). — Brauner, L. and M.: Studies in the relations between water permeability and electric charge in membrane models and in living plant cells. Rev. Fac. Sci. Univ. Istanbul 8, 264 (1943). — Drawert, H.: Das Verhalten der einzelnen Zellbestandteile fixierter pflanzlicher Gewebe gegen saure und basische Farbstoffe bei verschiedener Wasserstoffionenkonzentration. Flora (Jena) **132**, 91 (1937). — Beiträge zur Entstehung der Vacuolenkontraktion nach Vitalfärbung mit Neutralrot. Ber. dtsch. bot. Ges. **56**, 123 (1938). — Beiträge zur Vitalfärbung pflanzlicher Zellen. Protoplasma (Wien) **40**, 85 (1951). — Kritische Untersuchungen zur gravimetrischen Bestimmung der Wasserpermeabilität. Ein Beitrag zum Einfluß der c_H auf die Wasseraufnahme und -abgabe. Planta (Berl.) **41**, 65 (1952). — Frey-Wyssling, A., u. V. v. Rechenberg: Über die Wasserpermeabilität der Epithemzellen von Hydathoden. Flora (Jena) **137**, 193 (1943). — Guttenberg, H. v., u. G. Meinl: Über den Einfluß von Wirkstoffen auf die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. II. Über den Einfluß des p_H-Wertes und der Temperatur auf die durch Heteroauxin bedingten Veränderungen der Wasserpermeabilität. Planta (Berl.) **40**, 431 (1952). — Haan, Iz. de: Ionenwirkung und Wasserpermeabilität. Protoplasma (Wien) **24**, 186 (1935). — Höfler, K.: Was lehrt die Fluorescenzmikroskopie von der Plasmapermeabilität und Stoffspeicherung. Mikroskopie (Wien) **2**, 13 (1947). — Kaczmarek, A.: Untersuchungen über Plasmolyse und Deplasmolyse in Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration. Protoplasma (Wien) **6**, 209 (1929). — Meinl, G., u. H. v. Guttenberg: Über den Einfluß von Wirkstoffen auf die Permeabilität des Protoplasmas. II. u. IV. Mitt. Planta (Berl.) **41**, 167 (1953). — Pfeiffer, H.: Kleine Beiträge zur Bestimmung des IEP von Protoplasten. III. Die Zeit bis zu konvexer Plasmolyse und die Refraktion von planparallelen Zellen bei wechselnder c_H des Mediums. Protoplasma(Wien) **14**, 83 (1932). — Pohl, R.: Ein Beitrag zur Analyse des Streckungswachstums der Pflanzen. Planta (Berl.) **36**, 230 (1949). — Seeman, F.: Zur c_H-Abhängigkeit der Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Protoplasma (Wien) **39**, 147 (1950). — Strugger, S.: Beiträge zur Physiologie des Wachstums. I. Zur protoplasmaphysiologischen Kausalanalyse des Streckungswachstums. Jb. wiss. Bot. **79**, 406 (1934).

Prof. Dr. Horst Drawert, Pflanzenphysiologisches Institut der Freien Universität, Berlin-Dahlem, Königin Luise-Straße 1—3.

Planta, Bd. 44, S. 9—17 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Tübingen.

TAGESLÄNGE, BLATTWACHSTUM UND BLÜTENBILDUNG.

Von

ERWIN BÜNNING und MARIANNE KONDER.

Mit 12 Textabbildungen.

(Eingegangen am 18. März 1954.)

1. Einleitung.

Bekanntlich kommt die photoperiodische Beeinflussung der Blütenbildung durch Wirkungen des Licht-Dunkelwechsels auf die Laubblätter zustande. Von den jungen, noch wachstumsfähigen Laubblättern gehen Hemmungen auf die Blütenbildung aus, die, wie es scheint, auf zwei verschiedenartigen Wegen beseitigt werden können, nämlich entweder durch die Alterung der Blätter (bzw. experimentell durch deren Entfernung) oder durch einen geeigneten photoperiodischen Reiz. In einer früheren Untersuchung (BÜNNING 1952) hatte sich nun gezeigt, daß der photoperiodische Reiz auch die Blattalterung beeinflußt. Daraus ergab sich die Frage, ob nicht auch sonst der photoperiodische Reiz dadurch wirkt, daß er die Blattalterung beeinflußt. Die Beobachtungen an der Langtagpflanze *Plantago lanceolata* konnten für die Vermutung sprechen: Der Langtag fördert die Blattalterung; der hemmende Einfluß der Blätter auf die Blütenbildung fällt also im Langtag leichter fort als im Kurztag.

Wenn man vermutet, daß im Sinne dieser Deutung nicht 2 verschiedenartige Wege zur Beseitigung der blattbedingten Blühhemmung bestehen, sondern immer die Blattalterung ausschlaggebend ist (die eben sowohl durch innere Faktoren als auch durch den photoperiodischen Reiz erreicht werden kann), so konnte weiter vermutet werden, daß bei den Kurztagpflanzen nicht der Langtag, sondern der Kurztag die Blattalterung fördert. Diese Vermutung hat sich in unseren Versuchen zwar nicht bestätigt, aber die Resultate sprechen doch durch eine andere überraschende Tatsache für die erstgenannte Annahme.

2. Material und Methode.

Für die befriedigende Beantwortung der aufgeworfenen Frage wäre eine Untersuchung an mehreren verschiedenen Kurz- und Langtagpflanzen notwendig gewesen. Leider erwiesen sich aber nur wenige der ausgewählten Versuchspflanzen für das aufgeworfene Arbeitsprogramm als geeignet. Es sollte nämlich der zeitliche Verlauf des Blattwachs-

tums messend möglichst genau verfolgt werden. Das war aber bei einigen der herangezogenen Arten, z. B. *Spinacia oleracea* und *Lactuca sativa*, wegen der auftretenden Blattkräuselungen oder -rollungen unmöglich. So blieb von den Langtagpflanzen, deren photoperiodisches Verhalten genügend bekannt war, und die auch in anderer Hinsicht keine Nachteile aufwiesen, zunächst nur *Plantago lanceolata* übrig, von den Kurztagpflanzen *Perilla ocymoides* und *Amaranthus caudatus* (auch noch *Soja*, die aber nicht genauer untersucht wurde, nachdem sich gezeigt hatte, daß sie sich ähnlich verhält wie *Perilla*).

Die Pflanzen wuchsen unter ausreichend konstanten Temperaturbedingungen (etwa 23 ± 1^0) bei ausschließlich künstlichem Licht auf. Als Lichtquelle dienten 15 HNT-Leuchtröhren zu je 25 Watt, die auf den Versuchstischen eine Helligkeit von 800—900 Lux ermöglichten. Bei einigen Serien wurde durch eine größere Zahl von Leuchtröhren eine höhere Lichtintensität erreicht.

Das Wachstum der Blätter wurde vom Beginn ihrer makroskopischen Sichtbarkeit an durch Bestimmung der Blattflächen in Abständen von 3—7 Tagen verfolgt. Dabei wurde das zu messende Blatt zwischen einem Streifen Millimeter- und Zellophanpapier festgehalten und zunächst der Flächeninhalt aus Länge und Breite des Blattes berechnet. Dann wurden die innerhalb dieses Rechtecks nicht bedeckten Quadratmillimeter ausgezählt und von dem Flächeninhalt des Rechtecks abgezogen. So konnte die Fläche eines Blattes mit einem Fehler von nur 1% bestimmt werden. Es wurde der gesamte Wachstumsverlauf jedes Blattes verfolgt, eine Kurve davon gezeichnet und aus dieser durch Interpolation der Zeitpunkt bestimmt, an dem die Blattgröße aufhörte zuzunehmen. Das war leicht möglich, da dieser Zeitpunkt stets in einem Intervall von 3—7 Tagen liegen mußte und oft zusätzlich einzelne Zwischenmessungen gemacht wurden.

Außer dem Zeitpunkt der Beendigung des Blattwachstums wurde regelmäßig auch der Zeitpunkt des Blattsterbens ermittelt.

Es wurden mehrere Versuchsreihen angesetzt, deren Ergebnisse übereinstimmten. Jedoch zeigten sich bei den ersten Versuchsreihen einige Mängel, die namentlich durch das Auftreten von Blütenbildung bedingt waren. Diese Mängel beeinträchtigten die Eindeutigkeit der Ergebnisse und die Sicherheit der Auswertung. Daher sollen hier nur die letzten Versuchsreihen berücksichtigt werden, bei denen die Bedingungen so waren, daß eine Blütenbildung (wenigstens bei der Langtagpflanze *Plantago* und der Kurztagpflanze *Amaranthus*) nicht eintrat.

3. Die Versuchsergebnisse.

a) Langtagpflanze Plantago lanceolata. Die relativ hohe Temperatur von 23^0 verhinderte selbst bei einer Ausdehnung der Versuche über $8^1/_2$ Monate die Blütenbildung auch unter Langtagbedingungen.

Die Pflanzen erhielten entweder 10stündigen Kurztag (850 Lux) oder 18stündigen Langtag. Im Langtag erhielten die Pflanzen 10 Std lang 850 Lux und anschließend 8 Std 100 Lux. (Die Gesamtlichtmenge war also unter Langtagbedingungen nur knapp 10% größer als unter Kurztagbedingungen.) Alle Pflanzen erhielten zunächst von der Aussaat an 3 Wochen Langtagbedingungen, dann erfolgte die Sonderung in die beiden Serien. Für jede Serie wurde dann in der angegebenen Weise das Wachstum der aufeinanderfolgenden Blätter ermittelt und daraus Mittelwerte für die einander entsprechenden Blätter der 12 Einzelpflanzen errechnet.

Abb. 1 zeigt den Wachstumsverlauf für Kurztagbedingungen, Abb. 2 für Langtagbedingungen. Aus diesen Kurven kann auch abgelesen werden, wie lange die einzelnen Blätter wachsen und wie alt sie

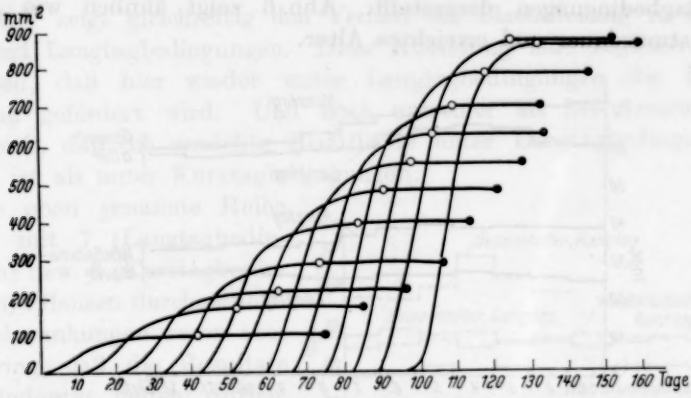


Abb. 1. *Plantago lanceolata*, Mittelwerte für den Wachstumsverlauf der aufeinanderfolgenden Blätter unter Kurztagbedingungen. Die einzelnen Kurven entsprechen den nacheinander gebildeten Blättern. Abszisse: Tage nach der Aussaat. Ordinate: Blattfläche. Offene Kreise: Ende des Blattwachstums. Ausgefüllte Kreise: Absterben des Blattes.

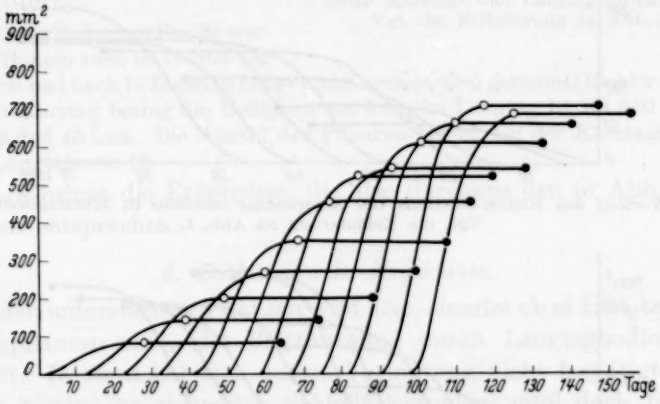


Abb. 2. Wie Abb. 1, jedoch für Langtagbedingungen.

werden. Diese Werte sind gesondert in Abb. 3 dargestellt. Man sieht klar, daß die Blätter im Langtag schneller ihr Wachstum einstellen als im Kurztag (die Unterschiede lagen immer außerhalb der Fehlergrenzen). Ferner ist auch das erreichte Gesamtalter im Langtag immer geringer als im Kurztag. Die Blattalterung erfolgt also im Langtag rascher als im Kurztag.

b) Kurztagpflanze Amaranthus caudatus. Die Versuche wurden ähnlich angesetzt wie die vorigen. Die Kurz- und Langtagserien bestanden aus je 16 Pflanzen.

Nach 15tägiger Langtagbehandlung erfolgte die Sonderung in Kurz- und Langtagserien. Im Kurztag wurden 10 Std lang 11000 Lux geboten, im Langtag 18 Std lang 800 Lux.

In Abb. 4 ist der Wachstumsverlauf für Kurztag-, in Abb. 5 für Langtagbedingungen dargestellt. Abb. 6 zeigt ähnlich wie Abb. 3 Wachstumsdauer und erreichtes Alter.

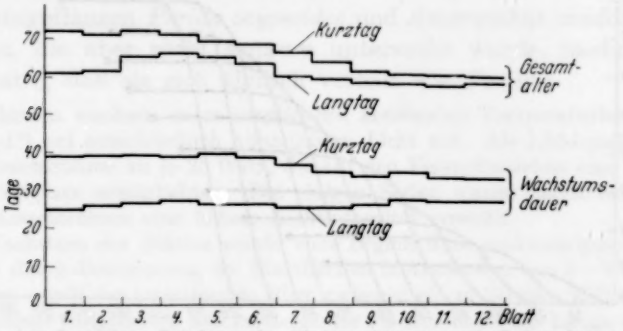


Abb. 3. *Plantago lanceolata*, Zeitdauer des Blattwachstums sowie Lebensdauer der Blätter unter Kurztag- und Langtagbedingungen. Auf der Abszisse sind die Blätter in der Reihenfolge ihrer Entstehung bezeichnet. Die in der Ordinate angegebene Zeitdauer rechnet immer von dem Zeitpunkt an, in dem die Blätter makroskopisch sichtbar wurden.

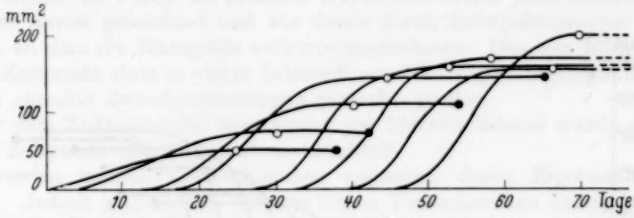


Abb. 4. Verlauf des Blattwachstums bei *Amaranthus caudatus* in Kurztagbedingungen. Vgl. die Erläuterung zu Abb. 1.

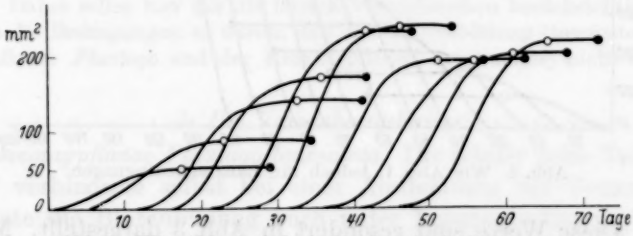


Abb 5., Wie Abb. 4. jedoch für Langtagbedingungen.

Wir sehen, daß bei dieser Kurztagpflanze ähnlich wie bei der vorher untersuchten Langtagpflanze die Alterung durch Langtagbedingungen gefördert wird. Der vermutete Unterschied besteht also nicht. Dagegen fällt es auf, daß die erreichten Blattgrößen bei *Amaranthus* im Langtag größer sind als im Kurztag, während sich *Plantago* in dieser Hinsicht umgekehrt verhält. Darauf werden wir noch zurückkommen.

c) Kurztagpflanze Perilla ocymoides. Alle Pflanzen erhielten zunächst wieder Langtagbedingungen; nach 13 Tagen wurde die Trennung vorgenommen. Kurztagbedingungen: 10 Std lang 900 Lux. Langtagbedingungen: 18 Std lang 900 Lux. Unter Kurztagbedingungen wurden nach 23 Tagen Blütenanlagen makroskopisch erkennbar.

Abb. 7 zeigt gleichzeitig den Verlauf der Blattalterung in Kurztag- und Langtagbedingungen. Diese Abbildung läßt zugleich auch erkennen, daß hier wieder unter Langtagbedingungen die Blattalterung gefördert wird. Und noch extremer als bei *Amaranthus* zeigt sich, daß die erreichte Blattfläche unter Langtagbedingungen größer ist als unter Kurztagbedingungen.

Die eben genannte Reihe wurde mit 7 (Langtagbedingungen) bzw. 6 (Kurztagbedingungen) Pflanzen durchgeführt. Die Schwankungen waren aber so gering, daß die Resultate als eindeutig gelten dürfen. Außerdem wurde mit *Perilla* noch eine ähnliche Reihe mit gleichartigen Ergebnissen durchgeführt.

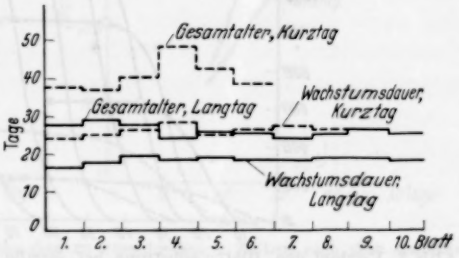


Abb. 6. *Amaranthus caudatus*, Zeitdauer des Blattwachstums sowie Lebensdauer der Blätter unter Kurztag- und Langtagbedingungen. Vgl. die Erläuterung zu Abb. 3.

Bei dieser Reihe mit *Perilla* wurden die Pflanzen auch im 18-Std-Tag aufgezogen und nach 15 Tagen in Lang- und Kurztagserien getrennt (10- bzw. 18-Std-Tag). Im Kurztag betrug die Helligkeit 850 Lux, im Langtag 10 Std 850 und zusätzlich 8 Std 45 Lux. Die Anzahl der Pflanzen betrug bei der Kurztagserie 15, bei der Langtagserie 16.

Abb. 8 bringt die Ergebnisse, die also durchaus den in Abb. 7 dargestellten entsprechen.

4. Diskussion der Ergebnisse.

Bei den untersuchten Pflanzen wird also, einerlei ob es Langtag- oder Kurztagpflanzen sind, die Blattalterung durch Langtagbedingungen gefördert. Insofern hat sich unsere Vermutung nicht bestätigt. Aber bei den hieraus zu ziehenden Schlußfolgerungen muß doch beachtet werden, daß die erreichten Blattflächen bei den beiden Typen entgegengesetzt durch die Tageslänge beeinflußt werden. Bei der Langtagpflanze *Plantago lanceolata* werden die Blattflächen unter Kurztagbedingungen größer als unter Langtagbedingungen, bei den Kurztagpflanzen *Amaranthus caudatus* und *Perilla ocymoides* werden die Flächen unter Langtagbedingungen größer.

Der Ausgangspunkt unserer Untersuchungen bestand ja im Hinweis, daß junge, noch wachsende Blätter die Blütenbildung hemmen. Diese Hemmung ist nun, wenigstens wahrscheinlich, quantitativ abhängig

von der Masse der jeweils vorhandenen noch wachsenden Blätter. Natürlich wird die Hemmung auch davon abhängig sein, *wie* jung die Blätter noch sind bzw. *wie* stark sie noch wachsen. Aber es dürfte schon

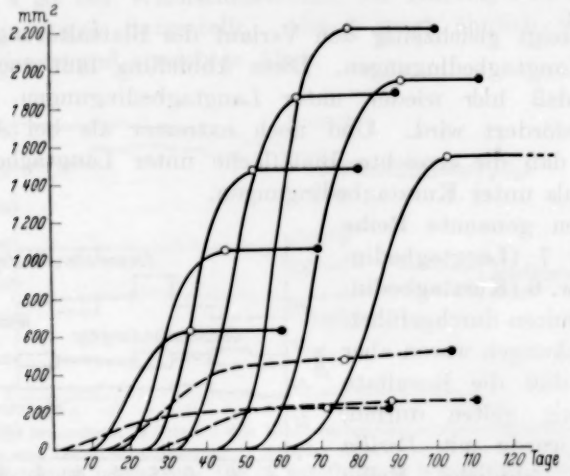


Abb. 7. Verlauf des Blattwachstums bei *Perilla ocymoides* unter Kurztag- (gestrichelte Kurven) und Langtagbedingungen (ausgezogene Kurven). Vgl. die Erläuterung zu Abb. 1.

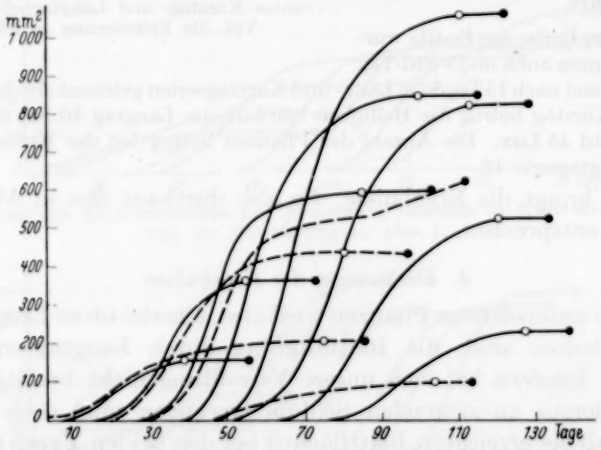


Abb. 8. Wie Abb. 7, jedoch unter anderen Versuchsbedingungen (vgl. Text).

aufschlußreich sein, wenigstens einmal zu ermitteln, wie groß die Gesamtflächen *noch wachsender Blätter* in verschiedenen Entwicklungsstadien bei den untersuchten Langtag- und Kurztagpflanzen sind. Die entsprechenden Werte lassen sich leicht aus den Abb. 1, 2, 4, 5 und 7 ablesen. In den Abb. 9—12 sind diese Werte zusammengestellt. Es ist deutlich, daß bei der Langtagpflanze *Plantago lanceolata* in allen

Entwicklungsstadien im Langtag, bei den beiden Kurztagpflanzen aber in allen Entwicklungsstadien im Kurztag die kleinere wachsende Blattfläche vorhanden ist.

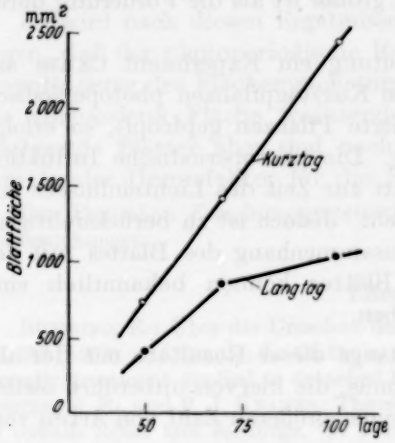


Abb. 9.

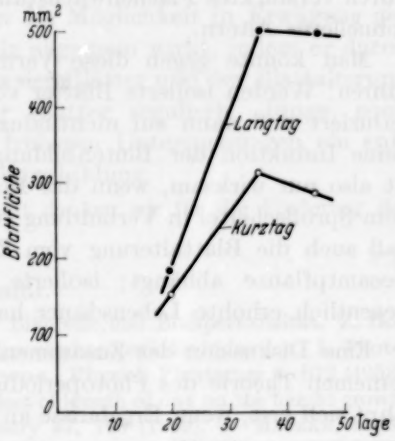


Abb. 10.

Abb. 9. *Plantago lanceolata*, Gesamtfläche der zu verschiedenen Zeiten nach der Aussaat vorhandenen noch wachsenden Blätter.

Abb. 10. Wie Abb. 9, jedoch für *Amaranthus caudatus*.

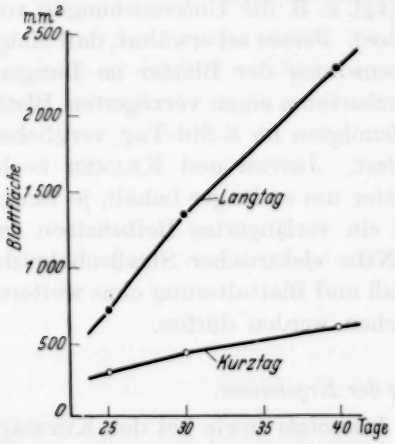


Abb. 11. Wie Abb. 9, jedoch für *Perilla ocymoides*.

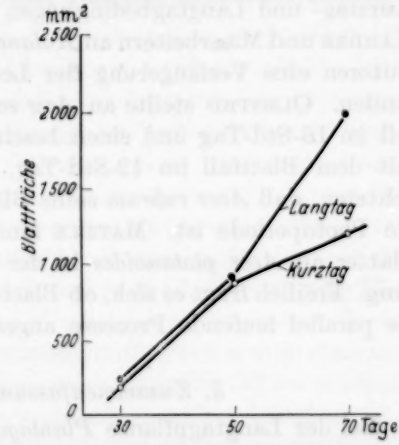


Abb. 12. Wie Abb. 11, jedoch für etwas andere Versuchsbedingungen (vgl. Text).

Es wäre also wohl lohnend, durch zukünftige Untersuchungen zu klären, ob folgendes Bild von der Wirkungsweise des photoperiodischen Reizes berechtigt ist: Zunehmende Tageslänge begünstigt bei Langtag- und Kurztagpflanzen das Blattaltern und übt damit in beiden Fällen einen blühfördernden Impuls aus. Außerdem aber fördert zunehmende

Tageslänge bei Kurztagpflanzen das Flächenwachstum der Blätter und bedingt damit eine Blühhemmung. Die Blühhemmung bei Kurztagpflanzen im Langtag wäre also dadurch bedingt, daß die Hemmung durch verstärktes Flächenwachstum größer ist als die Förderung durch schnelleres Altern.

Man könnte gegen diese Vermutung ein Experiment Carrs anführen: Werden isolierte Blätter von Kurztagpflanzen photoperiodisch induziert und dann auf nichtinduzierte Pflanzen gepfropft, so erfolgt keine Induktion der Blütenbildung. Die photoperiodische Induktion ist also nur wirksam, wenn das Blatt zur Zeit des Lichteinflusses mit dem Sproßscheitel in Verbindung steht. Jedoch ist zu berücksichtigen, daß auch die Blattalterung vom Zusammenhang des Blattes mit der Gesamtpflanze abhängt; isolierte Blätter können bekanntlich eine wesentlich erhöhte Lebensdauer haben.

Eine Diskussion des Zusammenhangs dieser Resultate mit der allgemeinen Theorie des Photoperiodismus, die hiervon unberührt bleibt, lohnt sich erst, wenn Ergebnisse an einer größeren Zahl von Arten vorliegen.

Zum Schluß sei noch betont, daß natürlich wesentliche Punkte der hier mitgeteilten Ergebnisse schon bekannt sind, so etwa das unterschiedliche Flächenwachstum der Blätter von Kurztagpflanzen unter Kurztag- und Langtagbedingungen (vgl. z. B. die Untersuchungen von Harder und Mitarbeitern an *Kalanchoe*). Ferner sei erwähnt, daß einige Autoren eine Verlängerung der Lebensdauer der Blätter im Langtag fanden. Olmsted stellte an *Acer saccharinum* einen verzögerten Blattfall im 16-Std-Tag und einen beschleunigten im 8-Std-Tag, verglichen mit dem Blattfall im 12-Std-Tag, fest. Jester und Kramer beobachteten, daß *Acer rubrum* seine Blätter um so länger behält, je länger die Photoperiode ist. Matzke fand ein verlängertes Beibehalten der Blätter an *Acer platanoides* in der Nähe elektrischer Straßenbeleuchtung. Freilich fragt es sich, ob Blattfall und Blattalterung ohne weiteres als parallel laufende Prozesse angesehen werden dürfen.

5. Zusammenfassung der Ergebnisse.

Bei der Langtagpflanze *Plantago lanceolata* sowie bei den Kurztagpflanzen *Amaranthus caudatus* und *Perilla ocymoides* erfolgt die Blattalterung, gemessen an der Zeitdauer des Blattwachstums und an der Lebensdauer der Blätter, unter Langtagbedingungen schneller als unter Kurztagbedingungen.

Die beiden Kurztagpflanzen zeigen unter Langtagbedingungen ein größeres Flächenwachstum als unter Kurztagbedingungen. Die Langtagpflanze verhielt sich umgekehrt.

In allen Entwicklungsstadien ist bei den Kurztagpflanzen im Kurztag, bei den Langtagpflanzen im Langtag eine geringere Gesamtfläche wachsender Blätter vorhanden.

Es wird nach diesen Ergebnissen die Möglichkeit in Erwägung gezogen, daß der photoperiodische Reiz allgemein wirkt, indem er durch Beeinflussung des Flächenwachstums der Blätter und der Blattalterung die vorhandene Fläche wachsender Blätter reguliert. Junge, noch wachsende Blätter aber sind nach früheren Untersuchungen ein entscheidender Hemmfaktor für die Blütenbildung.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für die Förderung der Untersuchungen.

Literatur.

Bünning, E.: Über die Ursachen der Blühreife und Blühperiodizität. Z. Bot. **40**, 293 (1952). — Carr, D. J.: On the nature of photoperiodic induction. I. Photoperiodic treatment applied to detached leaves. Physiol. Plantarum **6**, 672 (1953). Jester, J. R., and P. J. Kramer: The effect of length of day on the height growth of certain forest tree seedlings. J. Forestry **37**, 796 (1939). — Matzke, E. B.: The effect of street lights in delaying leaf-fall in certain trees. Amer. J. Bot. **23**, 446 (1936). — Olmsted, Ch. E.: Experiments on photoperiodism, dormancy and leaf age and abscission in sugar maple. Bot. Gaz. **112**, 365 (1951).

Prof. Dr. E. Bünning, Tübingen, Botanisches Institut.

Planta, Bd. 44, S. 18—74 (1954).

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Freien Universität Berlin.

DIE HISTOLOGISCHE STRUKTUR DES SPROSSVEGETATIONSKEGELS EINIGER COMMELINACEEN UNTER BERÜCKSICHTIGUNG PANASCHIERTER FORMEN.

Von

CHARLOTTE THIELKE.

Mit 23 Textabbildungen.

(Eingegangen am 4. März 1954.)

A. Einleitung.

Bei den zahlreichen Untersuchungen über den histologischen Aufbau der Sproßknospe steht sehr häufig die Frage nach der Auffindung von möglichst allgemeingültigen Strukturen für größere Pflanzengruppen im Vordergrund. So wurde die Scheitelzelltheorie von HOFMEISTER (1857) und NÄGELI (1878) allmählich von der schon 1868 erfolgten Aufstellung der Lehre von den 3 Histogenen (Dermatogen, Periblem, Plerom) durch HANSTEIN abgelöst. Mit der Verbesserung der Präparationstechnik fand man aber, daß diese Begriffe, die zudem noch prospektive Bedeutung haben sollten, sich nur an relativ wenigen Pflanzen bestätigen lassen, und SCHMIDT (1924) brachte dann auf Vorschlag von BUDER die neuen Termini Tunica und Corpus in Anwendung, die nur deskriptiven Charakter haben sollten und deren sehr weitgehende Gültigkeit im folgenden von vielen Autoren nachgewiesen werden konnte. Im Hinblick auf die Klärung der Natur der Periklinalchimären sind diese Untersuchungen von großer Bedeutung gewesen. Die anfangs gebräuchliche Annahme von dem Vorhandensein eines geschichteten Vegetationskegels nur im Bereich der Angiospermen mußte später korrigiert werden, da er auch bei mehreren Gymnospermen nachgewiesen wurde (CROSS 1939, GIFFORD 1943, SEELIGER 1944, JOHNSON 1950, GRIFFITH 1952). Umgekehrt konnte auch bei einzelnen Angiospermen ungeschichteter Bau des Scheitels aufgefunden werden (*Chlorogalum*, STERLING 1944; *Saccharum*, THIELKE 1951).

Die Untersuchung an den periklinalchimärisch gebauten panaschierten Pflanzen erweist sich als recht vorteilhaft, da man hier besonders leicht die Histogene in der Knospe mit den anatomischen Befunden der fertigen Pflanze vergleichen und umgekehrt wieder von diesen auf

die Entwicklungsmechanik schließen kann; und vor allem für solche Untersuchungen haben die Begriffe Tunica und Corpus ihre Anwendbarkeit gezeigt.

Für die relativ große Beständigkeit der Periklinalchimären ist zu fordern, daß die Schichtung des Vegetationskegels sowohl in der jungen als auch in der erwachsenen Pflanze als auch in sämtlichen Achselknospen in gleicher Weise auftreten müsse, und dies ließ sich in mehreren Fällen bestätigen (SCHMIDT 1924, RÜDIGER 1939, SHARMAN 1945 u. a.). Dabei ist der Hinweis RENNERS (1936, S. 223; 1953, S. 299) zu beachten, daß man in den Pflanzen von entwicklungsmechanisch bedingter Panaschüre zwar geeignete Objekte zum Studium der Blattentwicklung habe, daß man die Ergebnisse aber nur bedingt auch auf normal grüne Pflanzen der gleichen Art übertragen dürfe. Je nach der Zusammensetzung von idiotypisch heterogenem Material kann häufig auch die Teilungstätigkeit der einzelnen Gewebekomponenten variieren (THIELKE 1948).

Vor allem von amerikanischen Autoren ist nun erneut die Frage nach der allgemeinen Richtigkeit der Tunica-Corpus-Konzeption aufgeworfen worden. Diese Arbeiten sind einmal ausgegangen von der Überlegung, ob die Struktur des Vegetationskegels vielleicht in Zusammenhang stünde mit der Organisationshöhe der einzelnen Gymnospermengruppen. Außer der zuerst bei *Ginkgo biloba* (FOSTER 1938) und dann für sehr viele andere Gymnospermen festgestellten Gliederung des Scheitels in 4—5 Zonen von Zellkomplexen, die sich mehr in cytologischer Hinsicht, also in bezug auf die Größe, Form, Färbbarkeit und Art der Teilungstätigkeit der Zellen unterscheiden, konnte auch eine steigende Reihe von Pflanzen aufgestellt werden, bei denen eine allmählich immer besser erkennbare Tunica ausdifferenziert ist. So haben *Abies*, *Pinus canadensis*, *Pinus silvestris* (GROOM 1885), *Abies concolor* (KORODY 1937), *Ginkgo*, *Zamia*, *Cycas*, *Dioon*, *Microcycas* (FOSTER 1938, 1939, 1940, 1941, 1943), *Torreya* (KEMP 1943). *Cunninghamia*, *Sequoia* (CROSS 1942, 1943, STERLING 1945), *Encephalartos*, *Bowenia* und *Macrozamia* (JOHNSON 1944), *Pseudotsuga* (STERLING 1946, ALLEN 1947) und *Welwitschia* (RODIN 1953) keine geschlossene Tunica am Scheitel. *Taxodium distichum* nimmt nach CROSS (1939, s. auch GROOM 1885) insofern eine Zwischenstellung ein, als die Knospen der Haupttriebe und ein Teil der austreibenden Kurztriebe und die ruhenden Seitenknospen von einer echten einschichtigen Tunica bedeckt sind, während man bei etwa der Hälfte der austreibenden Kurztriebe noch perikline Teilungen in der äußeren Zellage des Vegetationskegels findet. Interessant ist dann weiter *Cryptomeria*, wo von 50 untersuchten Scheiteln nur 6 keine geschlossene Tunica hatten, und die sich deshalb nach CROSS (1941, S. 576) in einem entscheidenden Stadium zwischen *Taxodium* und den Angiospermen

befinde. Eine geschlossene einschichtige Tunica ist schließlich bei *Gnetum* (JOHNSON 1950), *Ephedra* (GROOM 1885, GIFFORD 1943, SEELIGER 1944) und bei *Araucaria excelsa* und *Araucaria cunninghami* (GRIFFITH 1952) vorhanden. Die in dieser Hinsicht höchste Entwicklung zeigen — soweit bisher untersucht — *Araucaria araucana* und *Araucaria bidwillii* mit einer sogar zweischichtigen Tunica (GRIFFITH 1952).

Außerdem ist ein weiterer Anstoß zu solchen entwicklungsmechanischen Arbeiten aus der züchterischen Praxis gekommen, wo man öfter durch Colchicinbehandlung Periklinalchimären, sog. Cytochimären bekommen hat, deren Gewebekomponenten sich voneinander durch die Zahl ihrer Chromosomengarnituren unterscheiden, und die deshalb eine Klärung der histologischen Verhältnisse am Vegetationskegel erforderten. Solche Cytochimären haben SATINA, BLAKESLEE und AVERY (1940), BAKER (1943), BOKE (1947), DERMEN (1947) und BLASER und EINSET (1948) an Stechapfel, Kartoffel, *Vinca rosea*, Preißelbeeren und Äpfeln erhalten und beschrieben.

Recht unterschiedlich ist die Haltung, die die einzelnen Autoren gegenüber dem Tunica-Corpus-Begriff einnehmen. So wählt SCHWARZ (1927) statt Tunica und Corpus die Ausdrücke Dermatogen, Phyllogen und Zentralgewebe. Und HELM (1932) gibt seinen histogenetischen Gewebezonen Dermatogen, Phloeogen, Meristemring und Metrogen mit dem Namen auch eine prospektive Bedeutung. Die Mehrzahl der Verfasser ist für die Beibehaltung der Termini Tunica und Corpus, möchte aber die Definition der Histogene nicht so streng gefaßt sehen. Sie treten für eine mehr dynamische Anwendung der Begriffe ein und berufen sich auf die von SCHMIDT (1924) als dem Autor gegebene Definierung, die eine vereinzelte perikline Teilung am Scheitel auch innerhalb der Tunica, z.B. bei *Syringa*, zuläßt. Und schließlich erfahren diese Begriffe eine vollständige Ablehnung durch DERMEN (1947), der vorschlägt, die einzelnen voneinander unabhängigen Schichten einfach zu beziffern. SATINA (1940) gliedert den Vegetationskegel in einzelne „germ-layers". BLASER und EINSET finden (1948), daß die Tunica-Corpusanteile zu stark variieren, um wohl definiert zu sein.

Neuerdings wird von verschiedenen Seiten die oben erwähnte cytologische Differenzierung des Sproßscheitels benutzt, um die dort vorhandenen Histogene zu bezeichnen (FOSTER 1938, 1940, 1941, 1943; BOKE 1941, 1951; CROSS 1942; MAJUMDAR 1942; KEMP 1943; STERLING 1945, 1946; MILLINGTON und GUNCKEL 1950; POPHAM und CHAN 1950; GRIFFITH 1952; RAUH und REZNIK 1953).

Auf jeden Fall sollte die Definition der Tunica-Corpus-Konzeption einer Überprüfung unterzogen werden. Bei mehreren Pflanzen hat sich nämlich nicht bestätigen lassen, daß die Anteile von Tunica und Corpus in allen Vegetationskegeln aller Altersstufen der gleichen Art dieselben

sein müssen (REEVE 1948a und b). Auch finden sich häufig Angaben darüber, daß die Tunica bei einer Art innerhalb der gleichen Altersstufe verschieden stark sein kann, z.B. 1—3 Schichten bei *Bambusa* (HSÜ 1944) oder 3—4 Schichten bei *Acacia* (BOKE 1940). Auch bei *Taxodium* und *Cryptomeria* (CROSS 1939, 1941) können sich die Strukturen der Vegetationskegel der einzelnen Zweige ein und derselben Pflanze voneinander unterscheiden. MILLER und WETMORE (1946) geben für *Phlox drummondi* 1—2schichtige Tunica an. *Liriodendron* hat 2—3 Schichten (MILLINGTON und GUNCKEL 1950), und bei *Chrysanthemum* ist der Mantel aus 2—5 Lagen aufgebaut (POPHAM und CHAN 1950). *Brassica campestris* hat im Stadium des ruhenden Embryo eine einschichtige Tunica, mit 9 Tagen eine zweischichtige, im Alter von 15 Tagen eine 2—3schichtige und mit 29 Tagen, bei Ausbildung der Infloreszenz sind 3—4 Schichten vorhanden (CHAKRAVARTI 1953). Ebenso kann die Zahl der Tunicaschichten bei Übergang von der vegetativen in die reproduktive Phase eine Verminderung, eine Vermehrung oder auch gar keine Änderung erfahren (BROOKS 1940; GRÉGOIRE 1938; RAUH und REZNIK 1951).

Daß für die vorliegende Arbeit die *Commelinaceae* gewählt wurden hat seinen Grund einmal in der Tatsache, daß eine Untersuchung an zweizeilig beblätterten Pflanzen die Orientierung der Schnittebenen sehr erleichtert; außerdem lassen die verschiedenen hier vorkommenden panaschierten Formen, deren Buntheit augenscheinlich doch entwicklungsmechanisch bedingt ist, die oben erwähnten Vergleichsmöglichkeiten zwischen Anatomie und Entwicklungsmechanik zu. Schließlich ließen auch die Ergebnisse von RÜDIGER (1939) eine Nachprüfung als wünschenswert erscheinen, da die dort für *Tradescantia albiflora* mitgeteilten Ergebnisse sich nicht mit dem Verhalten der weißbunten Formen in Einklang bringen lassen. RÜDIGER gibt an (S. 406), daß *Tradescantia albiflora* einen Vegetationskegel mit zweischichtiger Tunica und einem Corpusgewebe habe, das nicht selten lagenförmige Anordnung seiner Zellen zeigt, die durch mehrfache Teilung der Initialen in antikliner Richtung bedingt sei. An der Bildung des Blatthöckers wären nur die beiden Mantelschichten beteiligt. Würde man diese Tatsachen, die wahrscheinlich doch nur an normal grünen Pflanzen erkannt wurden, auch auf die panaschierte Form übertragen, dann ergäbe sich daraus entweder keine Übereinstimmung zwischen der Anatomie und der dort beschriebenen Entwicklungsmechanik, oder die panaschierte Form müsse einen von der grünen abweichenden Entwicklungsmodus haben. Bei den weißbunten Varietäten von *Tradescantia albiflora* und *Zebrina pendula* sind bekanntlich die Abschnitte von farblosem und chlorophyllhaltigem Gewebe in sektorialer Verteilung nebeneinander gruppiert, eine Anordnung, die außer an den Blättern, auch im Achsengewebe zu

erkennen ist und häufig über mehrere Nodien hinweg konstant bleiben kann. Deshalb werden die *Tradescantien* auch unter den Angaben von sektorialer Panaschierung genannt, s. HEINRICHER (1917) und KÜSTER (1925, S. 22, Fig. 12; 1927, S. 15, Abb. 12b, S. 30, Abb. 32—34). Über den Charakter einer entwicklungsmechanischen Panaschüre kann bei diesem auffälligen Verteilungsmodus kein Zweifel bestehen. Nach dem Verhalten der beiden idiotypisch verschiedenen Gewebeanteile wäre aber für den Bau des Vegetationskegels unbedingt eine andere Struktur zu erwarten, als sie RÜDIGER für *Tradescantia albiflora* beschrieben hat. Bei der Wachstumsweise von Pflanzen mit mehrschichtiger Tunica, deren zweite Lage den Hauptteil des Mesophylls produziert, pflegt meistens eine anfangs vorhandene fleckige Verteilung der zweierlei Gewebeanteile in eine sektoriale und später in eine periklinale Verlagerung überzugehen, wie dies unter anderem an weißbunten Sämlingen beobachtet wurde (BAUR 1909; RENNER 1924).

Für die Monocotylen wäre dann die bei ihnen übliche Randstreifigkeit zu erwarten, wie man sie ja unter den *Liliaceen* und auch *Gramineen* kennt (THIELKE 1948, 1951 u.a.). Eine marginate Panaschierung, bei der die beiden Blatträndern aus der gleichen Komponente bestehen müßten, ist weder bei der bunten *Tradescantia albiflora* noch bei *Zebrina pendula* var. *quadricolor* zu finden, sie scheint dagegen bei *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* und bei der bunten *Commelina benghalensis* vorzukommen.

Für das Zustandekommen dieser rein sektorial panaschierten Formen bestehen folgende Möglichkeiten: 1. Der Vegetationskegel besäße eine nur einschichtige Tunica, die an der Blattbildung außer der Epidermis keinen Anteil hätte. Bei weißbunten Pflanzen würde man über ihre jeweilige Zugehörigkeit wenig aussagen können, da auch die Schließzellen albicater Gewebe — nach KÜMMLER (1922) und nach eigenen Untersuchungen sogar recht häufig — in der Lage sind, normale Chloroplasten auszubilden. Die Verteilung der beiden verschiedenen Komponenten im Mesophyll würde durch die dem Corpus eigene Zellteilungsweise in allen Richtungen des Raumes zustande kommen. Eine sektoriale Anordnung könnte dann eine gewisse Beständigkeit haben. In allen solchen Fällen wäre es im Hinblick auf die von RÜDIGER gefundenen Resultate von Wichtigkeit, daneben auch das Verhalten der entsprechenden rein grünen Pflanzen zu studieren, besonders auch von solchen, die als Rückschläge aus den bunten entstanden sind, weil sie Einblick in besser vergleichbare Verhältnisse gewähren. Das Vorhandensein einer zweischichtigen Tunica, die sich im Bereich der Blattanlage nur antiklin zu teilen vermag, ist hier von vornherein nicht zu erwarten gewesen, da beide Mesophyllkomponenten, wie am Querschnitt ersichtlich (Abb. 1), direkt an die Epidermis heranreichen, und da die grünen Partien nicht von

einer farblosen Zellschichte überlagert werden, verleihen sie dem Blatt eine leuchtende Farbe. Für das Entstehen der bunten *Tradescantia fluminensis* und *Commelina benghalensis* in typischer Ausbildung dagegen könnte die Struktur eines Vegetationskegels mit 2 farblosen Mantellagen verantwortlich sein, da die grünen Bezirke beider Formen eine verwaschen graugrün aussehende Farbe zeigen (Abb. 7 und 11). Hier liegt unter der Epidermis auf Blattober- und Blattunterseite über den chlorophyllhaltigen Zellen mindestens je eine farblose Zellschicht, die am Blattrand meist aufspaltet und dadurch den mehr oder weniger breiten blassen Randsaum verursacht und die chlorophyllführenden Bezirke der Blattlamina verwaschen graugrün erscheinen läßt (Abb. 8b und 12b). 2. Es muß noch mit der Möglichkeit gerechnet werden, daß hier ein nackter Vegetationskegel vorliegen könnte, wie er bei vielen Gymnospermen und *Lycopodium* vorkommt. Von Pflanzen in dieser systematischen Gruppe ist bisher auch bei der Erwähnung von entwicklungsmechanisch bedingter Buntheit nur von sektorialer Anordnung der verschiedenartigen Gewebe berichtet worden, nämlich für *Chamaecyparis*, *Thuja*, *Juniperus* und *Picea* (Küster 1919, 1923, 1925, 1941), nicht aber von marginater bzw. von periklinaler.

Unter den Angiospermen ist das Vorkommen von tunicafreien, nackten Scheiteln allgemein nicht vermutet worden, konnte aber doch in einigen wenigen Fällen nachgewiesen werden (*Chlorogalum*, Sterling 1944; *Saccharum*, Thielke 1951). Das aufgezeigte Vorkommen von periklinen Teilungen in der äußeren Zellage des Scheitels von *Zea mays* und *Agropyron repens* ist nur als Anomalie zu deuten, denn spätere Untersuchungen an einer größeren Zahl von Knospen konnten im letzten Fall eine sogar zweischichtige Tunica feststellen (Sharman 1940, 1943, 1945). Ob die für *Crepis rubra* beschriebenen Teilungen in der Oberhaut des Scheitels (Rauh und Reznik 1953) ebenfalls nur eine Ausnahme darstellen, kann noch nicht entschieden werden, da keine Angaben über die Zahl der dort untersuchten Knospen vorliegen. Auch soll Pottier (1934) Fälle von perikliner Teilung in der äußeren Lage am Scheitel von *Ruppia maritima* und *Cymodocea nodosa* entdeckt haben. Die Arbeit war im Original nicht einzusehen, sie findet sich bei Sterling (1944) zitiert. Für solche Fälle wäre bei bunten Pflanzen die Feststellung von unterschiedlichem Chlorophyllgehalt der Schließzellen über den einzelnen Sektoren zwar von Bedeutung, doch sollte man bei der Sonderstellung, die die Epidermis in dieser Hinsicht auch bei den panaschierten Pflanzen einnehmen kann, dies nicht unbedingt erwarten.

Außer den oben genannten weißbunten Pflanzen sollen noch weitere *Commelinaceae* geprüft werden, um festzustellen, wie weit die Strukturen des Vegetationskegels bei Pflanzen aus dem gleichen systematischen Bereich einander ähnlich sind oder ob sich hier auch die innerhalb der

Gramineae gefundenen starken Abweichungen (THIELKE 1951) bestätigen lassen. Um die erhaltenen Ergebnisse besser miteinander vergleichen zu können, seien bei der Besprechung der einzelnen Formen die Arten mit den bunten Varietäten vorangestellt. Anschließend werden dann weitere *Commelinaceae* in ihrem histologischen Verhalten mit den vorangegangenen verglichen. Weil bei diesen Untersuchungen in erster Linie die weißbunten Formen Berücksichtigung finden sollten, konnte auch bei den übrigen Pflanzen von einer Prüfung der Sämlinge abgesehen werden. Da außerdem während der Zeit dieser Arbeit nicht alle Arten blühten, manche hier wohl auch nie zur Blüte gelangen, wurde das reproduktive Stadium nicht beachtet. Es kamen lediglich rein vegetative kräftig treibende Sproßspitzen zur vergleichenden Beobachtung. Achselknospen sind nur dann verwendet worden, wenn sie schon mindestens ein Internodium mit ausgewachsenem Blatt gebildet hatten.

Die Knospen sind sämtlich mit dem Chrom-Essigsäure-Formalingemisch nach BELLING fixiert worden. Die Schnittdicke beträgt in allen Fällen 5 μ. Gefärbt wurde mit dem HEIDENHAINschen Hämatoxylin und Safranin. Wenn nicht anders erwähnt, dann sind durchschnittlich 60 Vegetationsspitzen einer Sorte allein im Längsschnitt untersucht worden. Querschnittsserien wurden dagegen nur von etwa 20 Scheiteln angefertigt. Zur Herstellung der Zeichnungen ist der ABBEsche Zeichenspiegel von Zeiss verwendet worden.

B. Hauptteil.

1. Tradescantia albiflora KTH. var. *albovittata*.

Der Querschnitt des Blattes (Abb. 1) zeigt außer den beiden als Wasserspeicher dienenden, über der Mittelrippe oft zweischichtigen Epidermen nur etwa 3 Lagen von Mesophyllzellen. Bei einem Vergleich von grünen und farblosen Partien sowohl des gleichen Blattes als auch von Blättern der beiden einfarbigen Rückschlagsäste finden sich grundsätzlich die gleichen Verhältnisse. Die Palisaden sind bei beiden sehr wenig gestreckt. Das Mesophyll des grünen Blatteiles führt in allen 3 Schichten bis zur Epidermis Chloroplasten. Nur an den Grenzen der verschiedenfarbigen Bezirke kommen kurze Überlagerungen mit chlorophylldefekten Zellen vor. Auch in den farblosen Bezirken haben wir im Mesophyll Plastiden, die, fluoreszenzoptisch gesehen, etwas Chlorophyll führen. Die Schließzellen über beiden Gewebeanteilen enthalten sowohl am Blatt als auch am Stengel große grüne Plastiden. Ein Unterschied in der Farbintensität ist weder in den Schließzellen der verschiedenfarbigen Anteile eines Blattes noch zwischen denen der häufig auftretenden Rückschlagsäste festzustellen. Den gleichen Befund berichtet schon KÜMMLER (1922) für *Tradescantia laekenensis* (= *albiflora*). Auffällig ist, daß im Bereich des grünen einfarbigen Blatteiles häufig die Atemhöhlen der Spaltöffnungen mit Thyllen verstopft sind, die aus der sub-

epidermalen Schicht stammen und ebenso wie diese große, leuchtende Chloroplasten haben (Abb. 1a).

Die Panaschüre verläuft streng sektorial (Abb. 2). Die Färbung des Blattrandes ist durchaus nicht für beide Seiten gleichartig, sondern sie entspricht immer dem jeweiligen Gewebe des Stengelsektors, an dem er bzw. der korrespondierende Teil der Blattscheide ansetzt. Das Blattprimordium wird zunächst als geschlossener Ringwulst angelegt, der

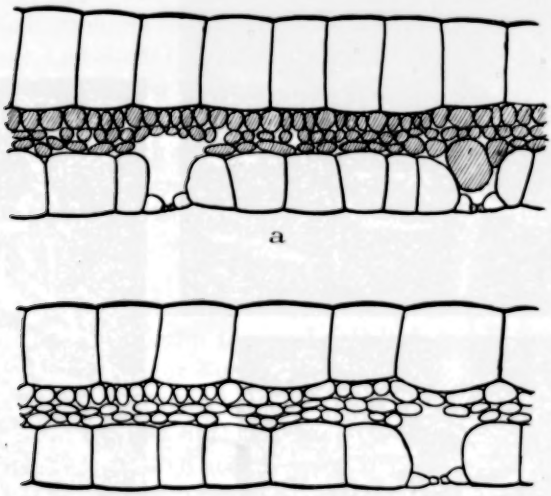


Abb. 1a u. b. *Tradescantia albiflora* var. *albovittata*, Blattquerschnitte. Chlorophyllführende Zellen sind schraffiert, 75mal. a Querschnitt durch einen grünen Streifen. b Querschnitt durch ein farbloses Feld.

zur Scheide wird und an dessen Spitze sich erst später die Lamina ausdifferenziert. Deshalb gibt uns die Verteilung der verschiedenen Gewebe Auskunft über eine entsprechende Anordnung in der Sproßachse auf der Höhe der dazugehörigen Insertionsstelle, und auf die gleiche Weise erklärt sich das etwa spiegelbildliche Aussehen der Blätter von den einander gegenüberstehenden Blattzeilen. Die Musterung der Seitentriebe richtet sich nach dem dazugehörigen Sektor im Stengel. Die Achselknospe eines Blattes mit grüner Mitte bringt einen grünen Trieb hervor, und solche die an der Grenze zwischen 2 Sektoren entstehen, werden wieder panaschiert. Die Sektoren bleiben häufig über mehrere Internodien hin erhalten; sie können sich aber in gewissen Grenzen gegeneinander verschieben, sie können auch aufhören.

Da die sektoriale Anordnung der Gewebe von unterschiedlichem Chlorophyllgehalt das gesamte Mesophyll umfaßt — über die Zugehörigkeit der Epidermis läßt sich schwer entscheiden, da sie überall nur Leukoplasten enthält und der Chlorophyllgehalt der Schließzellplastiden in

allen Bezirken gleichartig ist — dürfte der Vegetationskegel eine höchstens einschichtige Tunica besitzen, die auch im Laufe der Blattentwicklung immer einschichtig bleibt. Dazu würden aber die Ergebnisse von RÜDIGER (1939), der den Vegetationskegel von *Tradescantia albiflora* als mit einer zweischichtigen Tunica ausgestattet beschreibt, in Widerspruch stehen. Da er keine Angabe von Varietäten macht, wird es sich

Abb. 2a—e. *Tradescantia albiflora* var. *albovittata*, panaschierte Zweige. a u. b Streng sektoriale Zeichnung in spiegelbildlich gleicher Anordnung der beiden Blattzeilen. c u. d Sektoriale Zeichnung in feinerer Musterung. e Sektorial panaschierter Zweig mit je einem bunten, einem ganz farblosen (rechts) und einem reingrünen Rückschlagast (links).

um die rein grüne Form gehandelt haben. Es bestünde nun die Möglichkeit, daß sich die grünen und die panaschierten Varietäten in der Struktur und der Wachstumsweise ihrer Vegetationskegel unterscheiden, wie wir es schon von *Sambucus nigra* und *Pelargonium zonale* var. *Freak of Nature* her kennen (THIELKE 1948). Und aus diesem Grunde wurden zur vergleichenden Untersuchung nur solche grünen Triebe herangezogen, die als Rückschläge aus den normal panaschierten Pflanzen hervorgegangen sind. In gleicher Weise wurden auch die ganz blassen Zweige analysiert.

Die Frage, ob der Vegetationskegel der bunten Triebe einen mehrfach geschichteten Bau besitzt oder nicht, ist bei flüchtiger Betrachtung

nicht ganz leicht zu beantworten. Bei einer Durchsicht der medianen Längsschnitte von etwa 90 Knospen von bunten Pflanzen ist bei 12 eine geschlossene Zellage unter dem Dermatogen zu beobachten, die man ohne weiteres als zweite Tunicaschicht bezeichnen könnte. Die Knospen, die diesen Aufbau zeigen, befinden sich mehr oder weniger alle im Anfangsstadium eines neuen Plastochrons (Abb. 3a). Die jüngste Blattanlage ist gerade als kleine Vorwölbung zu erkennen, und das nächst ältere Blatt hat schon den Vegetationskegel als Ringwulst umschlossen, ist also im Medianschnitt links einmal in seinem mittleren Teil, der den Gipfel überragt, und einmal in seinem Scheidenteil rechts unten getroffen. Bei dem hier vorliegenden Material vollzieht sich die Entwicklung des Primordiums in völliger Übereinstimmung mit den Angaben von Rüdiger. Es entsteht durch perikline Aufspaltung der subdermatogenen Zellen, und das Dermatogen folgt der dadurch entstandenen Vorwölbung durch Einziehung von Zellwänden in antikliner Richtung. Auffällig bleibt dann weiter, daß — wenigstens auf der linken Seite von Abb. 3 — eine dritte, ja fast eine vierte geschlossene Zellage zu erkennen ist. Rüdiger erklärt solche Zellschichten als Derivate von Corpusinitialen, die sich eine Zeitlang antiklin teilen. Im Fall der Abb. 3a könnte man die dritte Lage auch als zur Tunica gehörig deuten, da die rechte perikline Zellwand wohl zum jüngsten Primordium gehören könnte und die linke mag die Bildung des dazugehörigen Scheidenteiles einleiten.

Bei den übrigen etwa 80 Knospen findet sich dagegen eine Anordnung von Zellen, die in der subepidermalen Lage oft direkt unter dem Gipfel perikline Aufspaltungen zeigen (Abb. 3b und c). Die durch eine solche perikline Zellteilung entstandenen Tochterzellen und eventuell auch deren durch perikline Teilungen entstandenen Abkömmlinge pflegen sich eine Zeitlang dann nur antiklin zu teilen, und auf diese Weise kommen unter dem Dermatogen häufig 2—3 Zellreihen zustande, die meist auf der Seite erscheinen, auf der die nächste Blattanlage zu erwarten wäre. Wenn die Tochterzellen mehrerer voraufgegangener perikliner Teilungen sich so verhalten, dann kommt eine Aufspaltung zustande, die das Zellmaterial an die Seite abgibt, die das nächste Blatt hervorbringen wird (Abb. 3c links). Diese Anordnung wird unterbrochen, wenn das Primordium sich vorzuwölben beginnt, dann fangen die am Scheitel liegenden subdermatogenen Initialen an, sich wieder periklin zu teilen, ihre Derivate aber vermehren sich jetzt auf der gegenüberliegenden Seite und liefern das Material für das nächstfolgende Blatt. Wir finden hier einen Zellteilungsmodus des Corpus, den man vielleicht mit der Arbeitsweise einer zweischneidigen Scheitelzelle vergleichen könnte, die wechselweise nach 2 Seiten ihre Segmente abgibt, nur daß wir hier an der Spitze des Corpus mehrere Initialen vorfinden, und daß sich ihre Abkömmlinge nicht in einer Ebene, sondern im Raum aus-

breiten. Der Seitenwechsel findet jeweils zu Beginn eines neuen Plastochrons statt (s. Schema Abb. 4).

Daß diese Teilungstätigkeit mit dem Rhythmus der Blattbildung zu tun hat, kann man auch daran erkennen, daß sie nur auf den Schnitten zu finden ist, die median zu den Blattanlagen geführt werden. Das etwaige Vorhandensein einer echten zweischichtigen Tunica dagegen

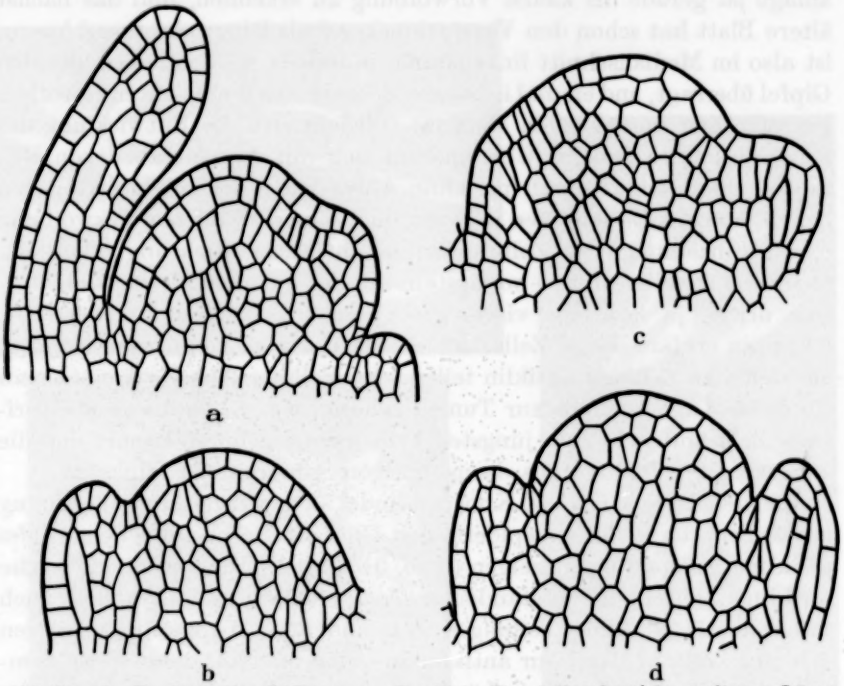


Abb. 3a—d. *Tradescantia albiflora* var. *albovittata*, Vegetationskegel in medianen Längsschnitten, 300mal. a Scheinbar zweischichtige Tunica. b) Einschichtige Tunica, perikline Aufspaltung des Gewebes unter der Oberhaut. c Einschichtige Tunica, perikline Aufspaltung des Gewebes unter der Oberhaut. d Einschichtige Tunica im Längsschnitt senkrecht zur Blattanlagenmedianen, perikline Aufteilung unter der Oberhaut.

müßte auf allen Längsschnitten zu erkennen sein, die durch die Mitte des Vegetationskegels gehen, auch auf denen, die senkrecht auf der Blattanlagenmedianen stehen. Wie Abb. 3d belegt — und das gilt für sämtliche in dieser Schnittrichtung untersuchten Knospen —, finden wir hier das normale Bild von Pflanzen mit einer nur einschichtigen Tunica. Die Zellen unter dem Dermatogen teilen sich anscheinend in allen Richtungen des Raumes, wie es für die Arbeitsweise des Corpus charakteristisch sein soll. Bei allen Knospen ist in fast jedem Stadium des Plastochrons die gleiche Struktur zu finden, nirgends ist eine zweite Tunicaschicht festzustellen, und nirgends treten in den von der Blattanlagenmedianen abweichenden Richtungen außer dem Dermatogen Zellreihen

hervor, die durch häufige Zellteilung in vorwiegend antikliner Richtung entstanden sein mögen.

Weiter fällt auf, daß in dieser Schnittebene die Oberhaut sich nicht wie sonst als geschlossene Lage von Zellen in vorwiegend rechteckiger Form abhebt, sondern daß sie meist die Gestalt eines mit der Spitze nach innen zeigenden Fünfeckes haben. Diese Erscheinung findet an Hand von Querschnitten ihre Erklärung in der Zellteilungsfolge des Dermatogens. Die von-

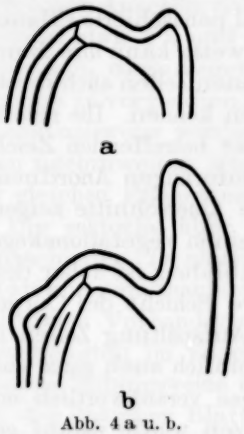


Abb. 4a u. b.

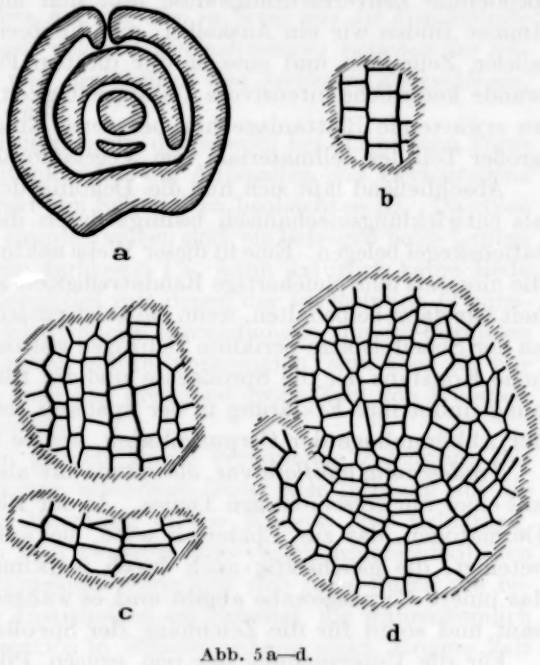


Abb. 5a—d.

Abb. 4a u. b. Schematische Darstellung der subdermatogenen Aufspaltung. a Verdoppelung der zweiten Zellage auf der Seite der nächst zu erwartenden Blattanlage links. b Weitere Aufteilung im fortgeschrittenen Stadium.

Abb. 5a—d. *Tradescantia albiflora* var. *albovittata*, Knospe im Querschnitt. a Übersichtsbild, 38mal. b Die obersten Zellen des Vegetationskegels in Längsreihen, 300mal. c Querschnitt durch den Vegetationskegel 10μ tiefer als in b, subdermatogene Zellen in Längsreihen. Von der jüngsten Blattanlage sind nur die obersten Zellen getroffen, 300mal.

einander ziemlich unabhängigen Initialzellen liegen nebeneinander in einer Reihe, deren Ebene senkrecht zur Blattanlagenmedianen verläuft. Sie teilen sich vorwiegend gleichsinnig durch Bildung von antiklinen Zellwänden derart, daß Zellreihen entstehen, die sich parallel zur Blattmedianen richten (Abb. 5b—d). Gleichartig verhalten sich auch die tiefer liegenden Schichten. So zeigt Abb. 5c den Querschnitt durch den Vegetationskegel in Höhe der subepidermalen Zellen. Die Zellreihen, die in der Mitte des Scheitels parallel zur Blattanlagenmedianen verlaufen, seitlich dann etwas ausbiegen, sind deutlich zu erkennen, ebenso, daß sie innerhalb des jungen Blattprimordiums ihre Fortsetzung finden. Da der Hauptteil des Mesophylls aus dieser Schicht

entsteht, ist es sehr gut verständlich, weshalb wir eine durch mehrere Knoten und Internodien hindurchgehende Zeichnung vorfinden, die sich gleichmäßig auf den Stengel und die beiden einander gegenüberstehenden Blattzeilen ausbreitet. Auch eine von der einen Seite der Blattzeile zur anderen im Rhythmus des Plastochrons hinüberpendelnde Zellvermehrungsweise läßt sich an Querschnitten belegen. Immer finden wir ein Auskeilen, eine Verbreiterung der anfangs parallelen Zellreihen und eine an der dichten Folge der antiklinen Zellwände kenntliche intensivere Teilungstätigkeit in Richtung auf die neu zu erwartende Blattanlage hin, bei deren Entstehung jeweils auch ein großer Teil des Zellmaterials vom Vegetationskegel aufgebraucht wird.

Abschließend läßt sich nun die Deutung der sektorialen Panaschüre als entwicklungsmechanisch bedingt durch die Histogenese am Vegetationskegel belegen. Eine in dieser Weise sektorial panaschierte Pflanze, die nirgends eine gleichartige Randstreifigkeit aufweist, kann ihre Buntheit nur dann beibehalten, wenn die subdermatogenen Zellen auch direkt an der Scheitelspitze perikline Teilungen vollziehen können. Die relativ hohe Konstanz der die Sproßachse und die Blätter betreffenden Zeichnung findet ihre Erklärung in der späteren reihenförmigen Anordnung der Abkömmlinge der Corpusinitialen, wie es die Querschnitte zeigen.

Tradescantia albiflora var. *albovittata* hat also einen Vegetationskegel mit einer nur einschichtigen Tunica. An der Blattbildung ist außer dem Dermatogen, das zur Epidermis wird, die äußere Schicht des Corpus beteiligt, die gleichzeitig auch durch perikline Aufspaltung Zellen in das innere Corpusgewebe abgibt und es wahrscheinlich auch ganz aufbaut und somit für die Zeichnung der Sproßachse verantwortlich ist.

Für die Untersuchung der rein grünen Pflanzen wurde darauf geachtet, daß sowohl Material von einer normal grünen Sippe als auch Knospen von grünen Rückschlagsästen an bunten Pflanzen zur Fixierung gelangten. Im wesentlichen konnte bei allen Formen das gleiche Ergebnis festgestellt werden. Auch hier erfolgt die Aufspaltung des subdermatogenen Gewebes vorwiegend auf der Seite der nächst zu erwartenden Blattanlage. Vereinzelt sieht es auf den medianen Längsschnitten so aus, als sei hier eine zweischichtige Tunica vorhanden. Auf den Längsschnitten senkrecht zur Blattanlagenmedianen ist wieder die wenig geschlossene Lage des Dermatogens festzustellen, und die Querschnitte zeigen ebenfalls eine dementsprechend reihenförmige Orientierung der Zellen des Dermatogens und der darunterliegenden Gewebe. Beide Erscheinungen sind als Zeichen für eine relative Unabhängigkeit der nebeneinanderliegenden Initialen zu deuten.

Etwa das gleiche Verhalten ist auch bei den weißen Rückschlagssprossen zu finden. Hier sind des öfteren die besonders großen Zellen an der Spitze des Corpus festzustellen, von denen RÜDIGER (1939, S. 707)

gelegentlich eine an grünen Pflanzen gefunden hat. Ebenfalls sind bei diesem Material die voneinander unabhängigen Initialzellreihen der 2—3 äußeren Schichten des Vegetationskegels auf den Querschnitten nachzuweisen. Diese Zellreihen erstrecken sich wieder deutlich von der Mediane der einen Blattanlage zu der mit ihr alternierenden zweiten Blattzeile hinüber.

Bei Tradescantia albiflora herrscht also in bezug auf die histologische Struktur des Vegetationskegels völlige Übereinstimmung zwischen der sektorial panaschierten Form und den grünen und farblosen Rückschlägen, die daraus hervorgegangen sind.

Erwähnenswert ist vielleicht noch, daß sowohl bei der bunten Form als auch beim farblosen Rückschlag ein Aufspalten des Dermatogens in perikliner Richtung direkt am Scheitel zu beobachten ist. Da diese Fälle allem Anschein nach ziemlich selten sind, sie betragen beim bunten Material etwa 2% und beim farblosen 1%, kann natürlich keine Rede davon sein, diese Vegetationskegel mit denen der tunicafreien Gymnospermen zu vergleichen. Gelegentliche Abweichungen von der normalen Wachstumsweise werden immer einmal vorkommen, sind aber oft nur dann nachzuweisen, wenn man eine genügend große Zahl von Knospen der gleichen Pflanze untersucht.

Die sektorial über den ganzen Sproß verlaufende Zeichnung der panaschierten *Tr. albiflora* var. *albovittata* findet also in bezug auf die entwicklungsmechanischen Vorgänge in der Knospe ihre Erklärung. Bei einem Vorhandensein von zweierlei idiotypisch unterschiedlichen Gewebesorten im Vegetationskegel vermögen sich diese durch die besondere Teilungsweise der Initialzellen am Scheitel, die wahrscheinlich mit der distichen Blattinsertion in Zusammenhang steht, längere Zeit hindurch in sektorialer Verteilung nebeneinander zu halten ohne sich gegenseitig sonderlich zu beeinflussen. Da der gleiche Teilungsmodus auch das Dermatogen betrifft, so besteht die Möglichkeit, daß auch die Epidermis aus heterogenem Material aufgebaut sein könnte. Dies war aber bisher nicht zu belegen, und ein solcher Beweis dürfte bei der besonderen Rolle, die die Epidermis im Hinblick auf ihren Chlorophyllgehalt bei weißbunten Pflanzen spielen kann, schwer zu erbringen sein. Bei ihrer bis auf wenige Ausnahmen überall beobachteten Selbständigkeit wäre grundsätzlich auch eine andere Verteilung von etwa vorhandenen idiotypisch unterschiedlichen Zellen möglich, als sie bei dem darunterliegenden Gewebe vorkäme. Ebenso aber könnte sie als homogene, der einen oder der anderen Komponente angehörigen Zellage ein heterogenes Corpus überziehen.

2. Zebrina pendula Schniz. var. *quadricolor.*

Die in den Gewächshäusern häufig gezogene *Zebrina pendula* var. *quadricolor* ähnelt durchaus der oben beschriebenen *Tr. albiflora*, und

ihre Panaschüre scheint ebenso entwicklungsmechanisch bedingt zu sein. Doch sind hier die verschiedenfarbigen Sektoren meist breiter und die bei *Tr. albiflora* häufige Aufteilung in feinere Streifen bei Sproßachse und Blatt (Abb. 2c und d) ist unter diesem Material nicht zu finden. Die bei der normal grünen Form vorhandene *Zebrina*-Musterung, die in zwei breiten silbergrünen Streifen auf der Blattoberseite besteht, ist wahrscheinlich genetisch verursacht und tritt auch bei der panaschierten *var. quadricolor* auf. Die blaßgrüne Farbe findet ihre Erklärung in dem Vorhandensein von Intercellularen längs der antiklinen Wände und an der Innenwand des häufig zweischichtigen Wassergewebes. Dieses Muster tritt auch dann in Erscheinung, wenn die eine Hälfte des Blattes oder die gesamte Spreite chlorophyllfrei sind. Im folgenden soll, wenn von Buntheit die Rede ist, nur an die entwicklungsmechanisch bedingte Weiß-grün-Panaschierung gedacht sein, die von der Silberstreifung völlig unabhängig ist.

Die Epidermis führt in allen Bezirken der bunten Blätter sowie in denen der blassen und grünen Rückschlagssprosse gleiche Mengen von Chlorophyll in den Schließzellen. Das Mesophyll ist meist dreischichtig und besteht aus ziemlich gleichmäßigen Zellen. Ausgeprägte Palisadenzellen sind nicht ausgebildet. Zwischen den albicaten und den reingrünen Blattanteilen sind anatomische Unterschiede nicht vorhanden. Fluorescenzoptisch ist auch im Mesophyll der blassen Gewebeanteile eine geringe Menge an Chlorophyll nachweisbar.

Nach den anatomischen Verhältnissen der Blätter wäre also am Vegetationskegel eine nur einschichtige Tunica zu erwarten. Diese liefert eine als Wasserspeicher ausgebildete Epidermis und kann stellenweise — vor allem auf der Unterseite der Blattmitte — zweischichtig werden. Das Mesophyll müßte aus dem Corpus hervorgehen und wie bei *Tr. albiflora* sollte dieses wieder eine von der einen Seite zur anderen hinüberpendelnde Wachstumsweise zeigen, wobei die Initialen in ziemlich geradlinigen, voneinander unabhängigen Reihen angeordnet sein müßten und so für die relativ hohe Konstanz der sektorialen Zeichnung sorgen könnten.

Die Untersuchungen des Vegetationskegels bestätigen diese Erwartungen durchaus. Er hat hier fast den doppelten Durchmesser wie der von *Tr. albiflora*, ist aber wesentlich flacher gestaltet. Die einschichtige Tunica (= Dermatogen) überlagert ein Corpusgewebe, das im wesentlichen eine ganz ähnliche Anordnung zeigt wie sie bei *Tr. albiflora* auftritt. Das subdermatogene Gewebe, das selten auch zu einer einschichtigen Lage zusammentreten kann, läßt oft direkt auf der Mitte des flachen Vegetationskegels eine perikline Aufspaltung erkennen, die in der Regel die Hälfte des Scheitels betrifft, auf der die letzte junge Blattanlage entstanden ist (Abb. 6a). Gleichzeitig ist zu erkennen, daß das

aus der mehrfachen periklinen Spaltung hervorgegangene Zellmaterial das Mesophyll des jungen Blattes liefert, außerdem aber auch zum Aufbau des Achsengewebes beisteuert. Es scheint so zu sein, daß die Hauptinitialen des Corpus direkt unter dem Dermatogen liegen. Die aus ihnen hervorgegangenen Tochterzellen verhalten sich weiterhin aktiv, lassen aber oft noch die einzelnen Segmente erkennen. Im Vergleich zu *Tr. albiflora* ist das Verhältnis des Zellteilungsrhythmus zum Plastochron

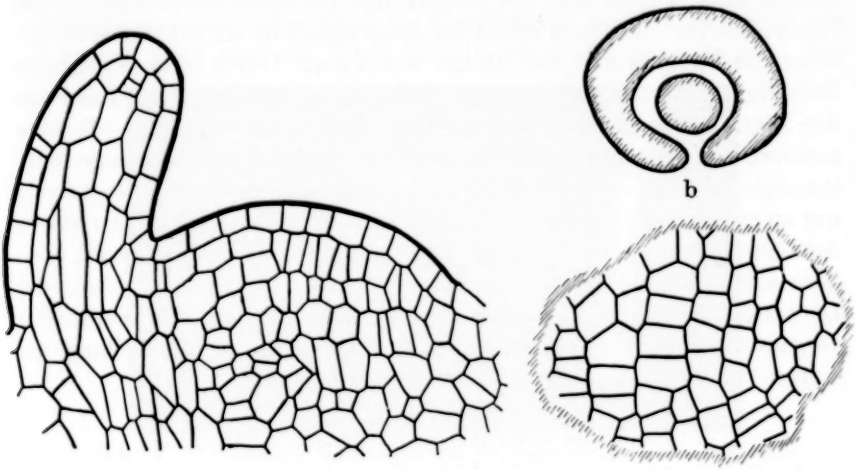


Abb. 6a—c. *Zebrina pendula var. quadricolor.* a Vegetationskegel im medianen Längsschnitt, einschichtige Tunica, 300mal. b Knospe im Querschnitt, Übersicht, 60mal. c Kuppe des Vegetationskegels quer, 300mal.

bei *Zebrina pendula* etwas verschoben. Die dort schon vor dem Erscheinen der Blattanlage einsetzende Aufspaltung der äußeren Corpusschichten verzögert sich hier und tritt erst bei etwa gleichzeitigem Hervorwölben des Primordiums ein und bleibt noch sichtbar, wenn dieses sich weiter über den Gipfel erhoben hat.

Im Längsschnitt senkrecht zur Blattanlagenmedianen ist wieder die gleiche Anordnung der Zellen, die gleiche Unregelmäßigkeit im Corpusgewebe festzustellen und auch das Dermatogen zeigt die für *Tr. albiflora* geschilderte Abweichung vom medianen Längsschnitt.

Auf dem Querschnitt ist mindestens in zwei aufeinanderfolgenden Schichten die Anordnung der Zellen in Längsreihen, parallel zur Mediane der Primordien, zu finden, die über die Zellteilungsfolge der einzelnen Initialen Auskunft geben (Abb. 6c). Sie sind hier nicht ganz so regelmäßig ausgebildet wie bei *Tr. albiflora* und bestehen aus weniger dafür aber größeren Zellen. Daß sich die Abkömmlinge der Initialen in Richtung auf die schon vorhandene Blattanlage hin durch Einziehung von

weiteren antiklinen Zellwänden vermehren, kann auch in der Weise bestätigt werden, wie es vom Längsschnitt her gesehen, zu erwarten ist.

Die farblosen und reingrünen Knospen brachten keine Abweichungen von den für die bunten festgestellten Ergebnissen. Die idiotypisch verschiedenen Gewebe scheinen auch bei wechselnder Kombination sich nicht in ihrer Entwicklung zu beeinflussen.

Zebrina pendula var. *quadricolor* hat also im Vegetationskegel eine einschichtige Tunica und ein Corpus, das bei einer Kombination von idiotypisch verschiedenen Zellen der Ausgangsort für die sektoriale Zeichnung des Stengels und der Blätter sein kann. Durch eine bevorzugte Zellteilungsrichtung der Corpusinitialen und deren Lage zur Insertion der Blätter wird die so auffällige Beibehaltung der Buntheit oft über mehrere Nodien hinweg möglich gemacht. Da nur relativ wenige selbständige Initialen nebeneinander tätig sind, kann es bei der Musterung nur zu einer ziemlich großflächigen Verteilung von grünen und farblosen Arealen kommen. Damit erklärt sich auch das Fehlen der bei *Tr. albiflora* häufig zu beobachtenden feineren Streifung. Das Verhalten des Dermatogens am Scheitel würde theoretisch auch ein Nebeneinander von idiotypisch unterschiedlichen Zellen in sektorialer Verteilung gestatten, konnte jedoch nicht nachgewiesen werden.

3. *Commelina benghalensis* L. var. *foliis variegatis*.

Im Gegensatz zu den beiden bisher besprochenen bunten Commelinaceen handelt es sich bei *Commelina benghalensis* var. *fol. var.* um eine ausgesprochene Randpanaschüre (Abb. 7). Diese ist von ziemlich hoher Beständigkeit, Rückschläge scheinen äußerst selten vorzukommen. Im Verlauf von mehreren Jahren sind nur 4mal reingrüne Triebe aus Achselknospen an den bunten Sprossen aufgetreten. Rein weiße sind gar nicht erschienen. Zur Zeit der Blüte dagegen vergrößert sich der Anteil an farblosem Gewebe in der Blütenregion meist beträchtlich, und dann treten dort in der Hochblattregion häufig auch ganz farblose Blätter auf. Trotzdem die Panaschierung als solche recht beständig ist, können starke graduelle Differenzen in Abhängigkeit von Standort und Jahreszeit erscheinen. Reichere Buntheit finden wir immer im Sommer und an einem hellen Standort. Im Winter und im Dunkel beginnen dann wieder die grünen Gewebeanteile auf Kosten der blassen zu überwiegen. Das Blatt ist also bald breiter bald schmäler weiß gesäumt. Die auf dem Mittelfeld der Blattspreite befindlichen weißen Streifen münden alle in den weißen Saum der Blattspitze, ein Zeichen für den histogenetischen Zusammenhang zwischen beiden Bezirken, wie dies früher an *Phalaris arundinacea* var. *picta* und *Oplismenus imbecillis* var. *variegatus* erläutert wurde (THIELKE 1951). Nur wenn auf der Blattlamina breitere weiße Streifen auftreten, lassen sich diese auch als hellere Streifen entlang des Stengels weiterverfolgen. Charakteristisch ist für die

bunte Form, daß alle grünen Partien des Blattes und des Stengels immer eine verwaschen blaßgrün aussehende Farbe annehmen. Selten erscheinen — meist im Bereich des Mittelnerven (Abb. 7 b) — dunkelgrüne Streifen von der Farbintensität, wie sie an den reingrünen Rückschlägen und an einer zweiten, noch zu beschreibenden Form üblich ist.

Die normale, rein grüne Pflanze zeigt im Blattquerschnitt ein ganz gewöhnliches Bild. Die Haare tragende Epidermis hat wieder die bei den meisten Commelinaceen übliche Ausgestaltung als Wasserspeicher erfahren, sie kann in der Nähe des Hauptnerven auch zweischichtig sein und dort auch auf der Blattoberseite Spaltöffnungen tragen. Das

Abb. 7 a—c. *Commelina benghalensis* var. *fol. variegatis*, panaschierte Zweige.

Mesophyll besteht aus einer Schicht wohl ausgebildeter Palisadenparenchymzellen und einem 2—3 Zellagen starken Schwammparenchym (Abb. 8 a). Die Schließzellen und das gesamte Mesophyll führen leuchtend grüne Plastiden. Der Querschnitt durch den Stengel läßt erkennen, daß auch hier die chlorophyllführenden Zellen direkt bis an die Epidermis stoßen können.

Die Anatomie des bunten Blattes zeigt in den grünen Partien gegenüber der normal grünen Form folgende Abweichung in der subepidermalen Zellschicht: Das Palisadenparenchym ist nicht so langgestreckt und die Zellen sind — im Lichtmikroskop gesehen — chlorophyllfrei. Ebenso blaß sind die subepidermalen Zellen der Blattunterseite (Abb. 8 b). Das gleiche gilt für den weißen Blattrand, für die durch den ganzen Querschnitt des Blattes hindurchgehenden weißen Streifen und für den gesamten Querschnitt der ganz farblosen Blätter, wie sie oft im Bereich der Inflorescenzen auftreten (Abb. 8 c). An solchen Stellen, an denen im Bezirk des Hauptnerven ein dunkelgrüner Streifen erscheint, sind die Palisaden normal langgestreckt und chlorophyllhaltig wie beim grünen Rückschlagssproß. An der Sproßachse macht sich der Unterschied zwischen den beiden Formen dadurch kenntlich, daß beim bunten Blatt zwischen den chlorophyllführenden Zellen und der Epidermis immer mindestens eine farblose subepidermale Lage eingeschaltet bleibt,

während sie bei der reingrünen Form direkt an die Epidermis stößt. Die Plastiden der Schließzellen sind überall leuchtend grün. Im Fluorescenzlicht fällt an diesen Querschnitten auf, daß die blasse subepidermale Zellage der bunten Blätter über den grünen Partien zwar schwach, aber doch recht deutlich rot fluoresciert. In den ganz farblosen Bezirken

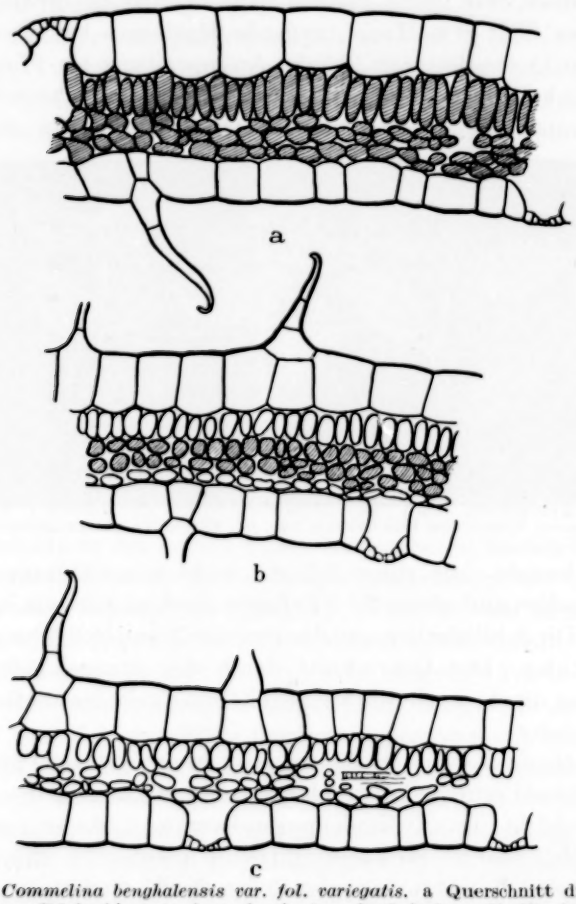


Abb. 8a—c. *Commelina benghalensis var. fol. variegatis.* a Querschnitt durch ein Blatt eines reingrünen Rückschlagastes bzw. durch einen dunkelgrünen Streifen im bunten Blatt, chlorophyllführende Zellen sind schraffiert, 75mal. b Querschnitt durch die graugrüne Partie eines bunten Blattes, 75mal. c Querschnitt durch ein farbloses Blatt bzw. durch einen breiteren farblosen Streifen eines bunten Blattes, 75mal.

ist eine Fluorescenz — wenn überhaupt — in der untersten Schicht des Schwammparenchyms wahrnehmbar, dagegen tritt in unmittelbarer Nachbarschaft der Leitbündel wieder in allen Zellen eine kräftige Fluorescenz auf.

Nach den hier geschilderten anatomischen Verhältnissen wäre die Möglichkeit gegeben, daß diese Panaschüre als entwicklungsmechanisch bedingt

und als Periklinalchimäre des status albotunicatus anzusehen ist, wenn auch die histogenetischen Vorgänge diese Annahme zulassen würden. Vor allem müßte nachzuweisen sein, daß am Aufbau des Mesophylls mindestens zwei idiotypisch unterschiedliche Gewebekomponenten beteiligt wären.

Die Analyse des Vegetationskegels ergab in allen Fällen das Vorhandensein von zwei völlig geschlossenen Zellagen am Scheitel. Bei der Entwicklung eines Primordiums bleibt die äußere unaufgespalten, aber auch die zweite Lage, die bei der bunten Form häufig aus merkwürdig schmalen und tangential langgestreckten Zellen besteht, bleibt im Bereich eines neuen Blattes ziemlich unaufgespalten. Deutlich ist dagegen der Eintritt von Corpusgewebe in die junge Blattanlage festzustellen (Abb. 9a und b). Das Corpus scheint hier die gleiche Anordnung zu besitzen wie

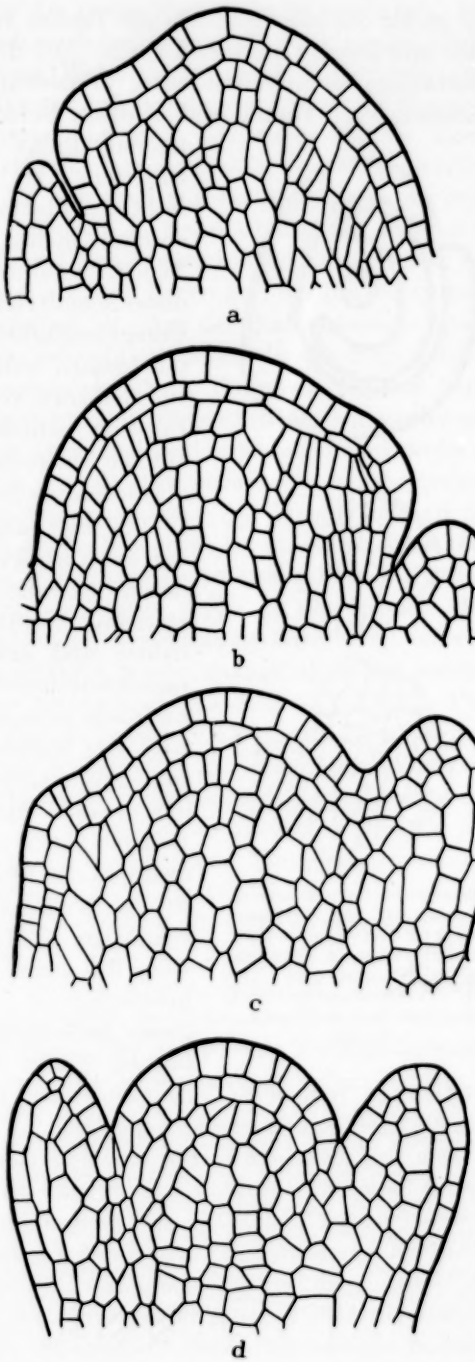


Abb. 9a—d. *Commelina benghalensis* var. *fol. variegalis*, Vegetationskegel im medianen Längsschnitt, 300mal. a Zweischichtige Tunica. b Zweischichtige Tunica, subdermatogene Zellen sind besonders schmal. c Eindrängen von Corpusgewebe in die zweite Tunicaschicht. d Zweischichtige Tunica im Längsschnitt senkrecht zur Blattanlagenmedianen.

wir es für die mit einschichtiger Tunica versehenen *Tradescantia albiflora* und *Zebrina pendula* kennen. Auf der Seite, an der die nächste Blattanlage zu erwarten wäre, herrschen Zellteilungen in antikliner Richtung vor. Häufig sind in dieser Schicht auch perikline Teilungsfiguren direkt unter dem Scheitel anzutreffen. In den Längsschnitten senkrecht zur Blattanlagenmedianen findet sich ebenfalls nichts, was auf eine dreischichtige Tunica hindeuten würde (Abb. 9d). Die in dieser Schnittrichtung erkennbare nur leichte Unregelmäßigkeit der beiden äußeren Mantelschichten würde kaum auf eine parallel zur Medianen reihenförmige Anordnung der Initialen schließen lassen, und diese ist auch auf den Querschnitten, von einer Ausnahme abgesehen, nicht zu finden (Abb. 10).

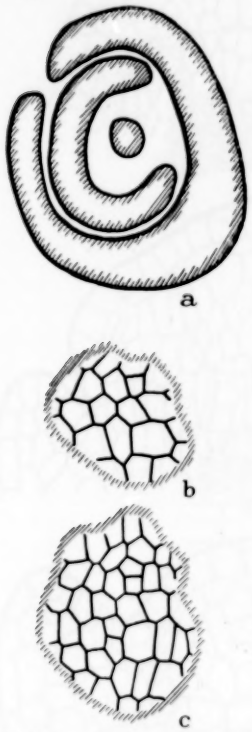


Abb. 10a—c. *Commelina benghalensis*, var. *fol. variegatis*, Knospe im Querschnitt. a Übersichtsbild, 60mal. b Kuppe des Vegetationskegels quer, 300mal. c Vegetationskegel quer, 10 μ unterhalb der Spitze, 300mal.

Die hier aufgezeigte Übereinstimmung von der Verteilung der idiotypisch verschiedenen Gewebe mit der Entwicklungsmechanik bestätigt die oben erwähnte Annahme und erklärt diese Panaschüre als periklinalchimärisch nach dem status albotunicatus gebaut. Die äußere Tunicaschicht wird zur Epidermis. Die zweite kann nur stellenweise aufspalten und an solchen Orten das gesamte Mesophyll bilden, wie es am Blattrand stets und auf der Spreite bei stark ausgeprägter Buntheit recht häufig der Fall ist, sie bleibt aber an der Stelle als einschichtige subdermatogene Lage erhalten, wenn das innere Mesophyll aus dem Corpus herzuleiten ist. Die auffällig schmale Form dieser Zellschicht am Vegetationskegel der bunten Triebe (Abb. 9b) und das daraus entstehende reduzierte Palisadengewebe mag mit ihrer mangelnden Ergrünungsfähigkeit zusammenhängen.

Das Vorkommen der erwähnten dunkelgrünen Streifen auf der Blattspreite kann nur so erklärt werden, daß im Verlauf des Wachstums am Vegetationskegel die Zellen der zweiten Tunicaschicht durch besonders lebhafte Vermehrung der Corpuszellen auseinandergedrängt und an dieser Stelle durch die ergrünungsfähigen Abkömmlinge des Corpus ersetzt werden. In Abb. 9c wäre diese Möglichkeit vielleicht direkt am Scheitel gegeben, wo eine der oberen Corpuszellen sich eben geteilt hat und sich

mit der oberen Tochterzelle in die zweite Tunicaschicht eindrängt. Der gleiche Vorgang wäre natürlich auch noch innerhalb einer jungen Blattanlage denkbar. Und auf diese Weise mögen einige Seitentriebe entstanden sein, die im letzten Winter aufgetreten sind und deren Buntheit stark von dem Ausgangsmaterial abweicht. Sie trugen Blätter, deren kräftig grüne Spreite von einzelnen unregelmäßig verteilten weißen Streifen durchzogen wurde, die sich auch auf der Sproßachse als Sektoren verfolgen ließen; eine gleichartige Randfärbung war hier nicht mehr zu finden. In unmittelbarer Nähe dieser weißen Streifen tritt auf der Blattoberseite häufig die blaßgrüne Farbe auf, die für die typisch panaschierte Form charakteristisch ist. Auf der Blattunterseite lassen sich diese blaßgrünen Streifen schlecht erkennen, da durch die großen Intercellularen des Schwammparenchyms die Unterseite ohnehin blaßgrün aussieht. Im Querschnitt ist dann an solchen Stellen wieder ein farbloses Palisadenparenchym über leuchtend grünem Binnengewebe zu unterscheiden, während sonst der Blattquerschnitt in seinen grünen Partien einem rein grünen Zweig entspricht. Am Stengel reichen die chlorophyllhaltigen Zellen bis an die Epidermis heran. Diese Tatsachen sprechen alle für die Annahme, daß die normalerweise farblose 2. Tunicaschicht durch grünes Gewebe von innen verdrängt worden ist. Bei einem Nebeneinander von zweierlei Gewebekomponenten ist es verständlich, wenn die ergrünungsfähige, wachstumskräftigere sich stärker ausbreiten und schließlich den farblosen Sektor verdrängen wird. Verständlich wird es weiterhin, daß an solchen Trieben viel mehr Vergrünungen auftreten als bei der normal panaschierten Form. Achselknospen, die einem Sektor mit farblosem Gewebe entstammen, bekommen in der Regel wieder die Buntheit des status albotunicatus, solche, die aus einem reingrünen hervorgehen, werden zu grünen Rückschlagssprossen. Eine histologische Prüfung dieser Vegetationskegel konnte bisher nicht erfolgen, da seit dem Auftreten dieser Form das Material sich noch nicht genügend vermehren ließ. Es hat auch den Anschein, als wenn diese Sektorialchimäre nicht stabil bleiben würde, denn die Vergrünungen nehmen ständig zu. Vermutlich haben die Zellen der Tunica, wenn sie der grünen Komponente angehören, eine viel größere Teilungsaktivität, so daß sie die blassen Gewebeanteile bald verdrängt haben werden.

Die reingrünen Äste endlich ergeben in Längs- und Querschnitten fast das gleiche Bild des Vegetationskegels wie bei den bunten Pflanzen. Eine Abweichung besteht häufig in der Form der zweiten Tunicalage, deren Zellen bei der grünen Form nicht so schmal und langgestreckt sind, sondern eher denen der Oberhaut gleichen. Augenscheinlich steht die hier fehlende Ergrünungsfähigkeit in Zusammenhang mit der äußeren Gestalt der Zelle, eine Erscheinung, die in ähnlicher Weise am fertigen Blatt in der mangelhaften Ausbildung des Palisadenparenchyms zu sehen

ist. Bei nur einer Querschnittserie sind allerdings wieder kurze zueinander parallele Zellreihen in der Oberhaut des Scheitels zu finden. Da im ganzen nur 14 Serien angefertigt wurden, sollte dies an einer größeren Anzahl nachgeprüft werden.

4. Tradescantia fluminensis VELL. var. *albostriata*[1].

Die panaschierte Pflanze hat bei typischer Ausbildung eine Verteilung von grünem und farblosem Gewebe, die den Verdacht auf das Vor-

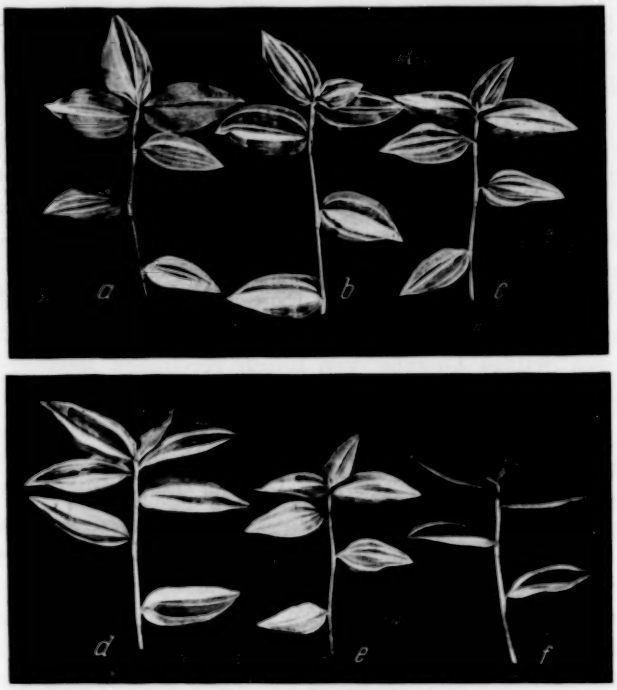


Abb. 11a—f. *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata*. a—c, e Zweige in typischer Panaschierung. d Beginnende Vergrünung. f Starke Vergrünung.

handensein einer diplochlamyden Periklinalchimäre erwecken muß (Abb. 11 a — c, e). Blattrand und Spitze sind immer weiß, der Rand ist — ebenso wie bei *Commelina benghalensis* — häufig recht schmal. Die blassen Streifen auf der Blattfläche münden in die Rand- oder Spitzenpartien ein. Die grünen Streifen, die mehr graugrün verwaschen aus-

[1] Die hier beschriebene bunte Form stammt aus einer Berliner Gärtnerei, wo sie unter dem Namen *Tradescantia albovittata* geführt wurde. Da die Pflanze zur Zeit der Untersuchung nicht blühte, war die Bestimmung nicht einfach. Die gleiche Form soll im Vorjahr sehr reich geblüht haben. Für die endgültige Klärung dieser Frage bin ich Herrn Prof. Dr. G. BRÜCKNER, Berlin-Charlottenburg, sehr dankbar. In der Benennung der Varietät habe ich mich an die von HEINRICHER (1917) gegebene Bezeichnung seiner Pflanzen gehalten, die — den Abbildungen nach — in Habitus und Anatomie dem hiesigen Material sehr ähnlich sind.

sehen, münden immer in den Blattgrund und in die Sproßachse und entstehen niemals de novo. Unter ungünstigen Bedingungen kommt es leicht zu Vergrünungen (Abb. 11f). Anfangs erscheinen dabei einzelne leuchtend grüne Streifen auf der Blattspreite (Abb. 11a, d). Die aus einem solchen vergrünten Sektor entstehenden Blattachselknospen sind

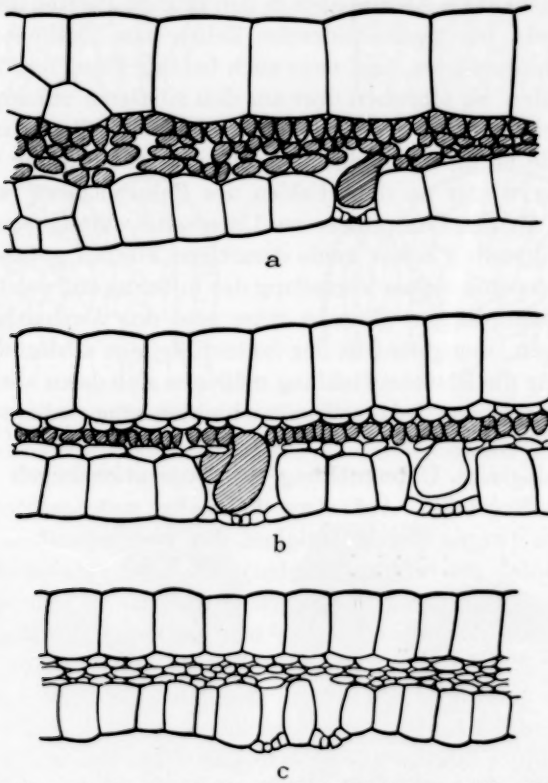


Abb. 12a—c. *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata*, Blattquerschnitte. Chlorophyllhaltige Zellen sind schraffiert, 75mal. a Vergrüntes Blatt. b Graugrüne Partie eines bunten Blattes. c Farblose Partie eines bunten Blattes.

dann teilweise oder auch ganz rein grün. Rein weiße Triebe sind bisher nicht aufgetreten.

Die Blattquerschnitte (Abb. 12) zeigen bei der typisch panaschierten Form ein 3—4schichtiges Mesophyll. Die graugrüne Farbe wird hervorgerufen durch eine auf Blattober- und -unterseite vorhandene farblose subepidermale Zellschicht, die auch im Fluorescenzlicht keine Spur von Chlorophyll erkennen läßt und auf der Blattoberseite nicht als Palisadenparenchym ausgebildet ist (Abb. 12b). Das gleiche Aussehen haben auch die farblosen Bezirke, nur sind dort die Blätter etwas dünner, und die mittlere Mesophyllschicht ist chlorophyllfrei (Abb. 12c). Wo ein

leuchtend grüner Streifen auftritt, führt auch die Subepidermale grüne Plastiden und hat unter der Oberepidermis die Form eines gut ausgeprägten Palisadenparenchyms (Abb. 13a). Genau so sieht auch der Blattquerschnitt durch ein vollständig vergrüntes Blatt aus. Die Schließzellen führen bei allen Formen leuchtend grüne Plastiden. Auffällig ist weiter, daß sehr viele Atemhöhlen in den grünen Partien durch Thyllen verstopft sind. Die thyllenbildenden Zellen bzw. Zellteile haben zum Teil große Chloroplasten, und zwar auch bei der Form mit der farblosen Subepidermalen, sie stammen dort aus den mittleren chlorophyllführenden Mesophyllzellen und haben die subepidermale Zellage durchbrochen. Aber auch die blasse Subepidermale selber ist zur Bildung von Thyllen befähigt, was wieder an dem Fehlen der Chloroplasten erkennbar ist (Abb. 12b). In den von Ober- zu Unterseite durchgehend farblosen Blattarealen konnten bisher keine derartigen Thyllen gefunden werden.

Nach der anatomischen Verteilung der in bezug auf den Chlorophyllgehalt unterschiedlichen Gewebe wäre also das Vorhandensein einer zweischichtigen, wenigstens in der inneren Zellage albicaten Tunica zu erwarten. Für die Blattentwicklung müßte es sich dann aber bestätigen lassen, daß außer den beiden Tunicaschichten eine weitere am Aufbau des Blattes beteiligt wäre.

Die histologische Untersuchung des Vegetationskegels brachte ein unerwartetes Ergebnis. Auf etwa 94% aller untersuchten medianen Längsschnitte (wegen der Wichtigkeit der hier gefundenen Resultate sind 180 Gipfel geschnitten worden), die alle aufeinanderfolgenden Stadien eines Plastochrons mehrfach enthalten, ist eine sehr lebhafte Teilungstätigkeit der äußeren Zellschicht am Vegetationskegel zu beobachten (Abb. 13 und 14). In erster Linie erfolgt eine Aufspaltung der Oberhaut in perikliner Richtung, aber auch schräge und antikline Zellwände sind zu finden. Wenn mehrere perikline Zellteilungen am gleichen Ort kurz hintereinander erfolgen, dann bleiben die daraus resultierenden Tochterzellen oft noch in Form von zusammenhängenden Gewebekuppen erkennbar (Abb. 13b und 14b). Solche mehrschichtigen Zellkomplexe treten in der Regel an der Scheitelspitze auf. Seitlich vom Gipfel sind oft zweischichtige Lagen zu erkennen (Abb. 14c, d), die in die jungen Blattanlagen eintreten können. An der Bildung einer neuen Blattanlage kann außer dieser Doppelschicht noch eine weitere aus dem Innern des Vegetationskegels stammende Zellschicht teilnehmen (Abb. 13c). Manchmal läßt sich dagegen auch die Herkunft der ganzen Blattanlage aus den Abkömmlingen der periklinen Teilungen am Scheitel nachweisen; schließlich können beide Fälle in verschiedenen Ebenen der gleichen Blattanlage vorkommen. In den Ebenen senkrecht zur Blattanlagenmedianen sind ebenfalls perikline Teilungen der Oberhaut direkt am Scheitel anzutreffen, und auch hier lassen sich die Produkte dieser Teilungen als zweischichtige Zellgruppen erkennen und ihr

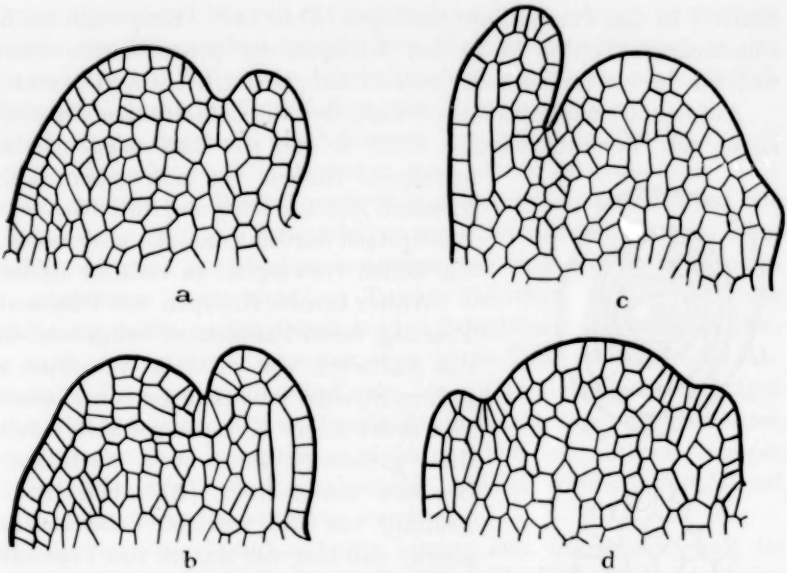


Abb. 13a—d. *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata*. a—c Vegetationskegel im medianen Längsschnitt, Aufspaltungen der Oberhaut in perikliner Richtung, 300mal. d Längsschnitt senkrecht zur Blattanlagenmedianen mit perikliner Aufspaltung in der Oberhaut, 300mal.

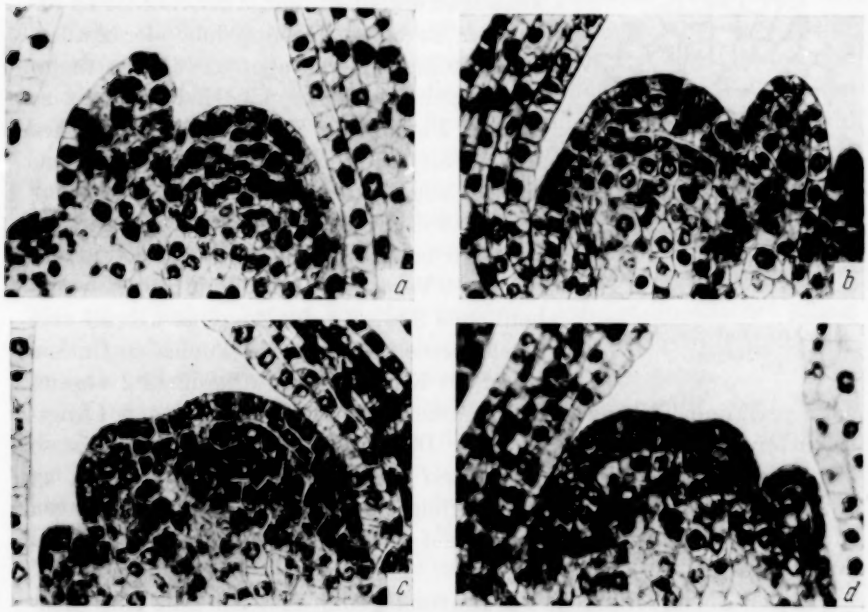


Abb. 14a—d. *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata*, Vegetationskegel im medianen Längsschnitt. a Aufspaltung der Oberhaut in perikliner Richtung. b Bildung einer mehrschichtigen Gewebekuppe aus der Oberhaut an der Spitze des Scheitels. c Perikline Aufspaltung und Verdoppelung der Oberhaut. d Übergang von der einschichtigen Oberhaut (rechts) in die zweischichtige (links).

Eintritt in das Primordium verfolgen (Abb. 13d). Eine wenn auch nur einschichtige Tunica ist in den Knospen der panaschierten Pflanzen weder in der einen noch in der anderen Längsschnittrichtung festzustellen.

Auf den Querschnitten sieht man, daß die Zellteilungen der äußeren Lagen des Vegetationskegels nicht in den zur Blattanlagenmedianen parallelen Reihen vor sich gehen, sondern ziemlich regellos erfolgen (Abb. 15a—c). Auf den Spitzen der Blattanlagen aber teilen sich die Zellen vorwiegend in radialer Richtung.

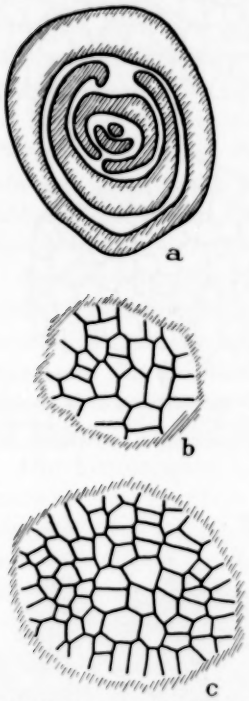


Abb. 15a—c. *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata*, Knospe im Querschnitt. a Übersicht, 75mal. b Die obersten Zellen des Vegetationskegels, 300mal. c Vegetationskegel quer, 10 μ unterhalb von b, 300mal.

Weiter kamen Knospen von Pflanzen zur Prüfung, deren Panaschüre weitgehend durch das Auftreten von sektorial verteilten reingrünen Streifen am Sproß gekennzeichnet ist. Es wurden solche Knospen gewählt, bei denen diese grünen Sektoren etwa die Hälfte des Sprosses ausmachten (Abb. 11d, f). Die Prüfung von nur wenigen Scheiteln zeigte gleich, daß hier der Anteil von Vegetationskegeln mit periklin aufgeteilter Oberhaut viel geringer ist. Von 20 medianen Längsschnitten lassen nur 4 die oben erwähnten Teilungen erkennen, und auch hier ist es dabei nur zu einer Verdoppelung der Außenlage gekommen. Die oben erwähnten mehrschichtigen Gewebekuppen sind nirgends zu finden. Die übrigen Längsschnittserien sehen so aus, als sei mindestens eine geschlossene einschichtige Tunica vorhanden.

Die vollständig vergrünten Sprosse ergeben in bezug auf die histologische Struktur ihres Vegetationskegels ein ziemlich einheitliches Bild. In der Regel ist überall eine geschlossene einschichtige Tunica zu finden. Unter 46 Knospen sind allerdings 2 vereinzelte perikline Teilungen in der Oberhaut auf den medianen Längsschnitten zu beobachten gewesen. Das subdermatogene Gewebe ist so angeordnet, wie es für *Tradescantia albiflora* beschrieben worden ist (S. 27). Die periklinen Teilungen erfolgen dort von der Mitte angefangen in Richtung auf die Seite hin, auf der die nächste Blattanlage zu erwarten wäre.

In der Ebene senkrecht zur Blattanlagenmedianen ist die einschichtige Tunica wieder aus Zellen aufgebaut, die durch ihre fünfeckige Form nicht den gleichen Eindruck einer einheitlichen Zellage machen, als wenn die Schnittrichtung um 90° gedreht wäre.

Dementsprechend ist auch auf den Querschnitten wieder die stärkere Betonung der Längsreihen parallel zur Blattanlagenmedianen in der ersten und zweiten Zellage am Vegetationskegel zu finden; sie ist jedoch weniger deutlich als bei *Tr. albiflora* und *Zebrina pendula*.

Die Deutung der oben beschriebenen Buntheit von *Tr. fluminensis* als diplochlamyde Periklinalchimäre vom status albotunicatus trifft nach der Analyse der Wachstumsverhältnisse am Vegetationskegel nur sehr bedingt zu. Für das Zustandekommen eines normalen status albotunicatus, der auch am Blatt nachzuweisen ist, muß das Vorhandensein einer mindestens zweischichtigen Tunica gefordert werden. An der Blattbildung müßte außer diesen beiden Schichten mindestens stellenweise noch eine weitere (entweder eine dritte Tunicaschicht oder Abkömmlinge des Corpus) beteiligt sein, da außer dem zweischichtigen farblosen Mantel auch weiteres Gewebe in die Blattanlage eintreten kann. An den Stellen, an denen dieses nicht der Fall ist, müßten dagegen Mesophyllzellen aus dem Mantelgewebe gebildet werden; der Mantel sollte dort also etwa dreischichtig werden.

Bei der hier vorliegenden Form könnte man annehmen, daß die äußere Zellage von idiotypisch anderer Beschaffenheit sei als das innere Gewebe, das, wenn es zur Mesophyllbildung gelangt, normale grüne Plastiden ausbilden kann. Der äußeren Komponente ist diese Fähigkeit verlorengegangen. Durch eine fortdauernde perikline Aufspaltung der Initialen direkt am Scheitel wird eine Verdoppelung oder auch Mehrschichtigkeit dieser Komponente erreicht, die bei der Blattbildung und auch weiter abwärts an der Sproßachse erhalten bleibt. So erklären sich am Blatt die meist farblosen Spitzen- und Randpartien. Die farblosen Streifen auf der Blattlamina und auf der Mitte der Blattscheide kommen dadurch zustande, daß an den entsprechenden Stellen mehr als zwei farblose Zellagen in das Primordium eintreten. Daß an anderer Stelle des gleichen Primordiums auch nur zwei daran beteiligt sein können und dann eine dritte eintreten lassen, die ergrünungsfähiges Mesophyll liefert, hatten wir oben gesehen. Auf der Sproßachse zeigen sich die Abkömmlinge dieser periklinen Teilungstätigkeit als Epidermis und als Subepidermale, die auch mehrschichtig sein kann.

Wenn die Aufspaltung in perikliner Richtung ausfällt, dann bleibt die Außenschicht an dieser Stelle in der Folge einschichtig, und der Stengel bekommt einen grünen Sektor. Wenn dann an einem solchen Ort eine Blattanlage erscheint, wird das daraus entstehende Blatt einen leuchtend grünen Streifen tragen. Nachträgliche perikline Aufteilungen in der Epidermis außerhalb des Vegetationskegels sind ziemlich selten und nur zuweilen in der Blattspitze zu beobachten. Treibt im Bereich dieses grünen Sektors eine Achselknospe aus, dann wird je nach Lage und Breite des Sektors ein halb oder ganz vergrünter Zweig entstehen.

Damit stimmt gut überein, daß bei den halbvergrünten Sprossen nur wenige, bei den ganz vergrünten so gut wie gar keine periklinen Aufspaltungen am Scheitel feststellbar sind.

Die hier dargestellte panaschierte Varietät von *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* zeigt, daß eine Weißbuntheit vom status albotunicatus auch ohne Vorhandensein einer zweischichtigen Tunica entstehen kann. Man darf also aus der oben beschriebenen Verteilung von zweierlei unterschiedlichen Gewebekomponenten im Blatt nicht aus Analogie zu anderen Pflanzen auf eine genau gleiche Struktur und Zellteilungsweise des Vegetationskegels schließen.

Weiter zeigen diese Untersuchungen, daß es nicht angängig ist, die bei einer Art klargelegten histologischen Befunde ohne weiteres auf eine andere Varietät der gleichen Art, etwa einer panaschierten, zu übertragen. Mit dem Aufbau einer Pflanze aus zweierlei idiotypisch unterschiedenen Geweben ist zugleich eine so grundlegende Änderung des Wachstumsmodus am Vegetationskegel gegeben, wie sie der Übergang von einem Aufbau mit einschichtiger Tunica in einen tunicafreien darstellt, eine Wachstumsweise, die bei einer Änderung der Kombination, etwa einer Vergrünung, wieder in den vorhergehenden umschlagen kann. Die hier beschriebene bunte Form von *Tr. fluminensis* lehrt uns also, daß eine Weißbuntheit vom Endzustand eines status albotunicatus auch auf andere Weise entstehen kann, als es von *Pelargonium zonale* und vielen anderen Pflanzen bekannt ist.

5. *Tradescantia virginica* L.

Der Vegetationskegel ist zuletzt von RÜDIGER (1939) untersucht worden, und er schildert die dort vorhandenen Histogene wie folgt (S. 412): Eine zweischichtige Tunica überzieht den Scheitel. Das darunterliegende Corpus ist in seinen peripheren Lagen häufig periklin aufgespalten, was bei einem anderen Autor (GRAVIS 1898) zu den Mißdeutungen vom Vorhandensein weiterer peripherer Schichten Anlaß gab. Die Blattbildung beginnt mit periklinen Aufspaltungen der zweiten Tunicaschicht, deren Derivate das gesamte Mesophyll liefern. Die Abkömmlinge der ersten Schicht werden zur Epidermis.

Da sich bei meinen Untersuchungen einige Abweichungen von der Darstellung RÜDIGERS ergaben, sei noch einmal darauf eingegangen. Wie auf Abb. 16a ersichtlich, überzieht die äußere Zellage den Vegetationskegel und die junge Blattanlage unaufgespalten. Die zweite Zellage erfährt aber in etwa 50% aller untersuchten Knospen eine Aufteilung in perikliner Richtung direkt unter dem Scheitel. Diese Aufteilungen lassen sich meist auf der Seite der jeweils jüngsten Blattanlage weiterverfolgen und sind verantwortlich für die häufig erkennbare Anordnung des weiter innen gelegenen Gewebes in 3—4 übereinander-

liegenden Reihen. Die übrigen 50% der medianen Längsschnitte, die durch die Mediane der Blattanlagen geführt werden, zeigen das gleiche Bild, das auch RÜDIGER beschreibt. Das Mesophyll der Blätter entsteht bei meinem Material, genau wie bei RÜDIGER angegeben, allein aus der

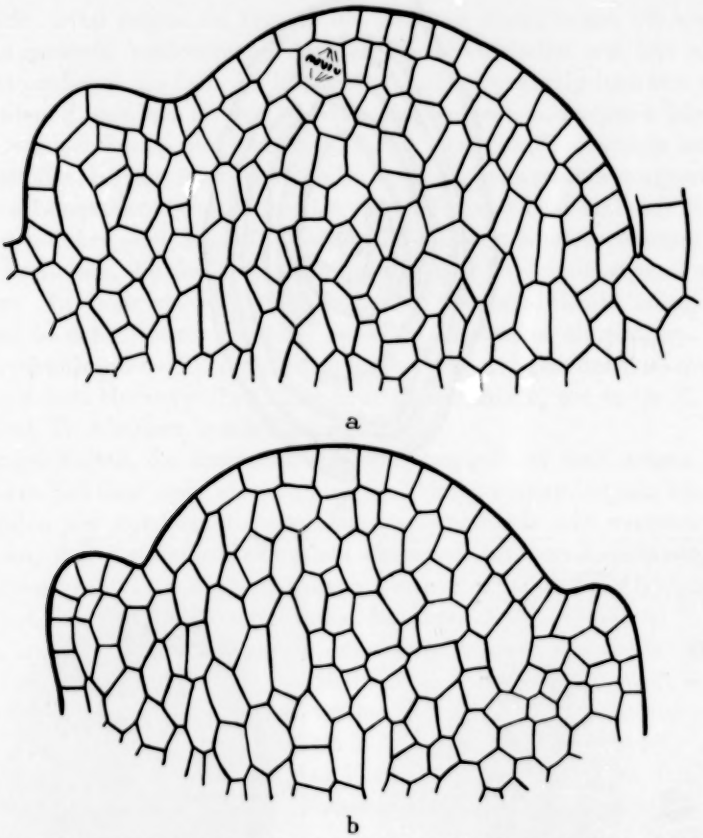
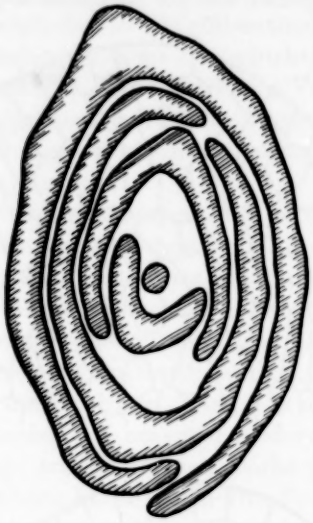


Abb. 16a u. b. *Tradescantia virginica*, Vegetationskegel im Längsschnitt. a Längsschnitt in der Ebene der Blattanlagenmedianen, einschichtige Tunica, 300mal. b Längsschnitt senkrecht zur Blattanlagenmedianen, 300mal.

zweiten Tunicaschicht bzw. aus den oberen Abkömmlingen der aus den periklinen Teilungen am Vegetationskegel resultierenden Zellagen.

Die Längsschnitte senkrecht zur Blattanlagenmedianen lassen nirgends eine Anordnung von zwei regelmäßigen Zellagen erkennen (Abb. 16b). Auch die äußere Lage hebt sich nicht so deutlich als einheitliche Schicht ab, und dementsprechend ist auf den Querschnitten wieder die gleiche Tendenz der Initialen von den 2—3 äußeren Schichten des Vegetationskegels zu erkennen, sie bilden voneinander ziemlich unabhängige Zellreihen, die zur Blattanlagenmedianen parallel verlaufen

(Abb. 17). Eine etwa vorhandene chimärische Struktur dürfte an Stengel und Blatt in sektorialer Verteilung der verschiedenen Gewebe zutage treten und ziemlich beständig sein.



a

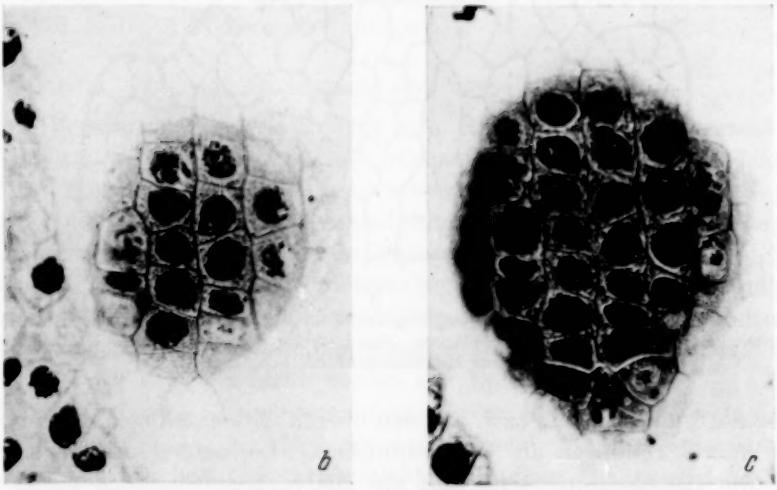


Abb. 17a—c. *Tradescantia virginica*, Knospe quer. a Übersicht 75mal. b Vegetationskegel quer, die obersten Zellen in Längsreihen. c 5μ unterhalb von b, Zellen in Längsreihen.

Die hier aufgezeigten Abweichungen von der Darstellung RÜDIGERs können ihre Begründung einmal darin haben, daß unterschiedliches Material verwendet worden ist, oder daß das Wachstum der vegetativen Sprosse zu verschiedenen Jahreszeiten unterschiedlich ist. RÜDIGER

fixierte die Knospen der Grundachse im Frühjahr, deren Austreiben er durch Zurückschneiden der älteren, schon blütentragenden Sprosse erreichte. Hier ist das Material im Oktober fixiert worden.

6. und 7. Zebrina purpusii Brückner und *Zebrina flocculosa* Brückner.

Beide Arten zeigen im Prinzip die gleichen Verhältnisse wie sie bei *Zebrina pendula* vorkommen. Ähnlich wie dort finden wir hier einen Vegetationskegel, an dem die Blattanlagen ringwulstartig inseriert sind. Gegenüber *Z. pendula* ist der Vegetationskegel von *Z. purpusii* kleiner, er hat weniger Zellen und ist ebenso flach. Der von *Z. flocculosa* ist dagegen größer, verfügt über mehr Zellen und ist etwas stärker vorgewölbt. Auf den Längsschnitten, die median durch Vegetationskegel und Blattanlagen geführt sind, ist bei manchen Präparaten eine Anordnung von Zellen zu finden, die an das Vorhandensein einer 2—3schichtigen Tunica erinnert. In mehr als 50% aller Präparate aber sind direkt unter dem Scheitel in der zweiten Zellreihe perikline Zellwände eingezogen. Die daraus resultierenden Aufspaltungen zeigen etwa den gleichen Zusammenhang mit dem Hervorwölben einer neuen Blattanlage, wie es für Z. *pendula* und *Tr. albiflora* beschrieben wurde.

Längsschnitte, die senkrecht zu den ersten geführt sind, zeigen, daß in keinem Fall eine mehr als einschichtige Tunica vorhanden sein könnte. Die Zellen der subdermatogenen Lage geben durch ihre verschiedene Höhe an, daß zwischen ihnen nicht der sonst für eine Tunica charakteristische genetische Zusammenhang besteht. Und deshalb finden wir auch auf den Querschnitten wieder die zueinander parallelen Initialreihen, in der ersten und zweiten, manchmal auch in der dritten Lage. Diese Reihen liegen wieder in der Mediane der Blattanlagen oder parallel dazu und sie tun dies auch, wenn, wie bei *Zebrina flocculosa*, die Divergenz nicht $^1/_2$ beträgt, sondern wechselnde Divergenzwinkel von 150—170° und 210—190° auftreten. Auf das Vorkommen einer solchen distichen Blattinsertion konnte schon bei *Bambusa verticillata* hingewiesen werden (Thielke 1951).

Beide Arten zeigen also, daß die gleichen histologischen Möglichkeiten zur sektorialen Verteilung von verschiedenem Gewebe bei etwa gegebenem chimärischen Aufbau vorhanden sind wie bei *Tradescantia albiflora* und *Zebrina pendula*.

8. Tradescantia navicularis Ortgies.

Diese stark sukkulente Pflanze mit ihren etwas aufeinander reitenden Blättern hat einen sehr schmalen Vegetationskegel, dessen Form durch die in der Knospenlage stark eingefalteten Blattanlagen bedingt ist. Auf medianen Längsschnitten ist zu erkennen, daß der Scheitel nur von einer einschichtigen Tunica bedeckt ist, denn die darunterliegende Schicht hat, trotz stellenweise reihenförmiger Anordnung der Zellen,

sehr häufig Aufspaltungen in perikliner Richtung direkt unter dem Gipfel (Abb. 18). Es sieht so aus, als würden die Derivate dieser Teilungen in Zusammenhang mit bestimmten Stadien des Plastochrons wechselweise nach beiden Seiten das gesamte Gewebe des Stengels und seiner Anhängsel aufbauen. Die Querschnitte zeigen, daß auch die Initialen der einschichtigen Tunica sich vorwiegend in der zur Medianen parallelen Längsrichtung teilen. Bei den darunterliegenden Schichten ist dieses wieder weniger gut, und dann nur im mittleren Bereich zu verfolgen. Seitlich biegen diese Zellreihen um und spalten bald im Gebiet der jüngsten Blattanlage auf. Im Vergleich zu *Tradescantia albiflora* und *Zebrina pendula*, *Z. purpusii* und *Z. flocculosa* ist die reihenförmige Anordnung der peripheren Zellen des Vegetationskegels viel weniger auffällig, und das mag auch mit seinem sehr geringen Durchmesser in Zusammenhang stehen. Bei einer eventuellen entwicklungsmechanisch bedingten Panaschüre sollte man hier zwar auch eine sektoriale Verteilung der verschieden gefärbten Komponenten erwarten, sie dürften aber nur aus sehr wenigen, dafür um so breiteren Streifen zusammengesetzt sein, da allem Anschein nach weniger voneinander unabhängige Initialen am Aufbau des Sprosses beteiligt sind.

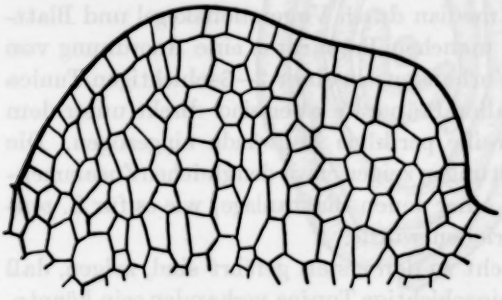


Abb. 18. *Tradescantia navicularis*, Vegetationskegel im medianen Längsschnitt, einschichtige Tunica, 300mal.

9. Tradescantia peruviensis.

Die bei dieser zierlichen Form vorhandene zweizeilige Blattstellung ermöglicht ebenfalls eine gute Orientierung der Knospen zur Erlangung von medianen Schnitten. Auf fast allen Längsschnitten, sowohl auf denen, die gleichzeitig in der Mediane der Blattanlagen liegen, als auch auf solchen, die senkrecht darauf stehen, lassen sich zwei gut gegeneinander abgegrenzte Tunicaschichten unterscheiden (Abb. 19a und b). Die äußere bleibt auch im Bereich der Blattanlage unaufgespalten, während die innere den Hauptanteil des Mesophylls liefert. Manchmal läßt sich auch noch eine dritte Lage von Zellreihen an der Spitze des Corpus feststellen. In 2 Fällen unter 48 ist eine Abweichungv on diesem Bauplan gefunden worden. Im ersten ist bereits in der zweiten Tunicaschicht in der Mitte des Scheitels eine perikline Aufspaltung, die sich auf der Seite der jüngsten Blattanlage als zweischichtige Lage fortsetzt, festzustellen. Und im zweiten Fall ist an der Spitze des Scheitels die

äußere Tunicaschicht unterbrochen. Es sieht so aus, als habe sich eine Zelle der subdermatogenen Zellage vielleicht infolge eines aktiveren Wachstums zwischen die des Dermatogens gedrängt. Es wäre aber auch möglich, daß diese Zellanordnung das Produkt einer periklinen Teilung der Außenschicht darstellt. Beide Fälle sind wohl nur als Ausnahmen zu bewerten, die an der Tatsache, daß die Mehrzahl dieser Pflanzen mit einer zweischichtigen Tunica wächst, nichts ändern. Damit stimmen auch die Befunde an den Querschnittserien gut überein. Die äußeren Schichten bilden ihre antiklinen Zellwände, ohne daß sie eine Bevorzugung einer Richtung etwa in Zusammenhang mit der Insertion der Blattanlage erkennen lassen (Abb. 19d—f).

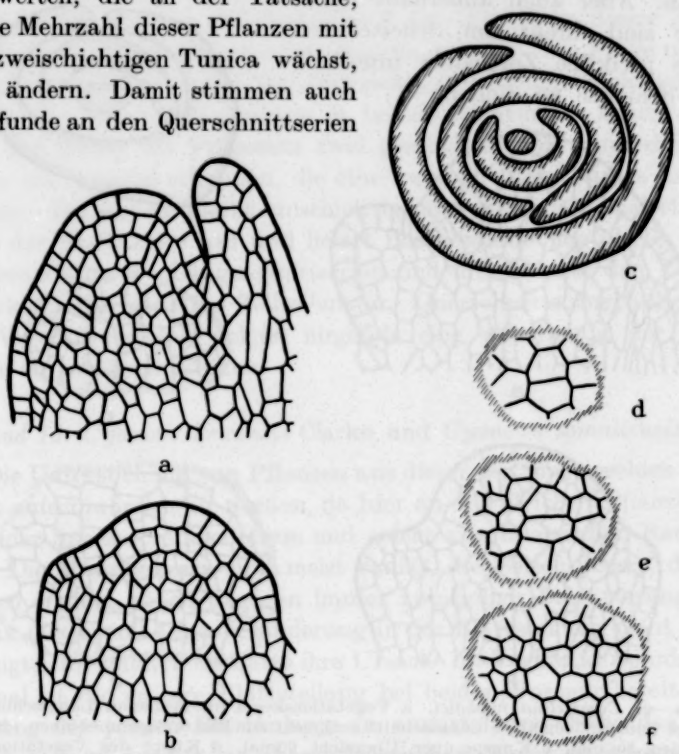


Abb. 19a—f. *Tradescantia peruviensis.* a Vegetationskegel im medianen Längsschnitt, zweischichtige Tunica, 300mal. b Vegetationskegel im Längsschnitt senkrecht zur Blattanlagenmedianen, zweischichtige Tunica, 300mal. c Knospe im Querschnitt, Übersicht, 60mal. d—f Kuppe des Vegetationskegels quer in Abständen von 5μ.

10. Commelina forskålei Vahl.

Der vegetative Scheitel zeigt im Längsschnitt, der median durch die beiden Blattzeilen verläuft, eine geschlossene äußere Zellage, die auch unaufgespalten in die Blattanlagen eintritt (Abb. 20a). Die subepidermale Zellschicht sieht häufig so aus, als sei sie eine zweite Tunicaschicht, die nur im Bereiche des Primordiums mehrschichtig wird und

wahrscheinlich das gesamte Mesophyll des Blattes liefert. Perikline Zellwände treten meist zu mehreren nebeneinander in großer Nähe der Scheitelspitze auf. Da sie stets auf der Seite der nächst zu erwartenden Blattanlage erscheinen, darf man annehmen, daß sie schon sehr früh die einsetzende Entstehung eines neuen Primordiums anzeigen. Aber auch außerhalb dieser Bezirke sind direkt am Scheitel vereinzelte perikline Zellwände innerhalb dieser Schichte zu finden.

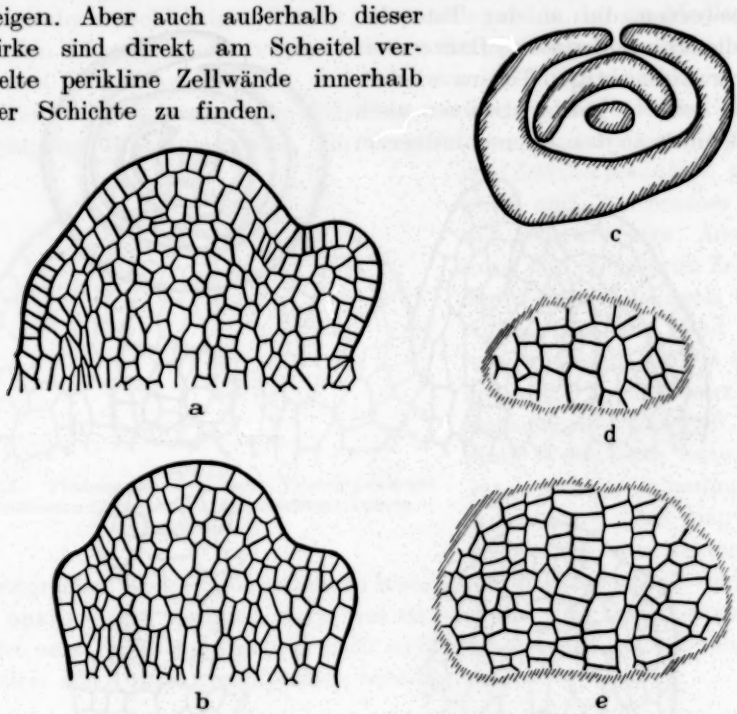


Abb. 20a—e. *Commelina forskälei*. a Vegetationskegel im medianen Längsschnitt, einschichtige Tunica, 300mal. b Längsschnitt senkrecht zur Blattanlagenmedianen, einschichtige Tunica, 300mal. c Knospe quer, Übersicht, 60mal. d Kuppe des Vegetationskegels quer, 300mal. e Vegetationskegel quer, 15μ unterhalb von d, 300mal.

Die Längsschnitte senkrecht zur Blattanlagenmedianen dagegen zeigen in keinem Fall zwei übereinanderliegende kontinuierliche Schichten. Lediglich die äußeren Zellen treten am Vegetationskegel als geschlossene Lage hervor. Die dann davon nach innen liegenden Zellen pflegen sich sowohl in antikliner als auch in perikliner Richtung zu teilen (Abb. 20b).

Das unterschiedliche Aussehen des Vegetationskegels in den beiden aufeinander senkrecht stehenden Längsschnitten läßt vermuten, daß die Initialen am Scheitel bei der Mitose ihre Teilungsspindel in der Richtung der Blattinsertion einstellen. Die Querschnittsbilder zeigen (Abb. 20d,e), daß diese Vermutung zu Recht besteht. Sowohl in der ersten als auch

in den darunterliegenden Zellschichten finden wir, wenn auch nicht so deutlich wie in vorher besprochenen Fällen, eine Anordnung von Zellen, die auf eine bevorzugte Teilungsrichtung schließen läßt.

11. Aneilema papuanum Warb.

Von diesem Material gelangten nur 24 Knospen zur Untersuchung, da wegen der starken Blühfreudigkeit der Pflanze zu dieser Zeit nur wenige rein vegetative gefunden werden konnten. Die Frage nach den Strukturverhältnissen des Vegetationskegels ist nicht leicht zu beantworten. In den Längsschnitten in beiden Richtungen lassen sich bei etwa der Hälfte der Präparate zwei geschlossene kontinuierliche Zellreihen am Scheitel erkennen, die eine zweischichtige Tunica darstellen können. Die äußere bleibt einschichtig, und die innere spaltet im Bereich der Blattanlage auf und liefert das gesamte Mesophyll. Bei der anderen Hälfte der Längsschnittserien finden sich unter dem Dermatogen vereinzelte perikline Zellteilungen. Querschnitte durch die Kuppe des Vegetationskegels zeigen nirgends eine Anordnung der äußeren Zellen zu parallelen Reihen.

12. und 13. Cyanotis kewensis Clarke und *Cyanotis somaliensis* Clarke.

Die Untersuchung von Pflanzen aus dieser Gattung erschien insofern recht aufschlußreich zu werden, da hier an der gleichen Pflanze nebeneinander Sprosse von radiärem und solche von bilateralem Bau auftreten. Die Hauptsprosse sind meist radiär, die Seitensprosse, die allein Blüten tragen, haben dagegen immer zweizeilige Beblätterung. Nach Clark (1904) soll diese Veränderung in der Blattstellung nicht umweltbedingt sein, sondern sie hätte ihre Ursache im Vegetationspunkt selbst. Einmal ist die spätere Blattstellung bei beiden Formen bereits an der Stellung der jungen Blattanlagen in unmittelbarer Nähe des Vegetationskegels in der für sie charakteristischen Weise zu erkennen, und zum anderen ist die direkte Umwandlung eines Zweiges von einer Form in die andere nie beobachtet worden.

Die histologische Prüfung sollte vor allem zeigen, ob die bei anderen Commelinaceae mit zweizeiliger Blattstellung vorhandene Bevorzugung einer bestimmten Richtung bei der Bildung von antiklinen Zellwänden in den äußeren Schichten des Vegetationskegels auch bei diesen bilateralen Zweigen zu finden ist. Weiter ist es wichtig zu erfahren, ob der Bau des Scheitels bei zweizeilig beblätterten Sprossen ein anderer ist als bei denen mit disperser Blattstellung. In der von Clark (S. 487, Fig. 4) gegebenen Darstellung eines Querschnittes vom Vegetationskegel eines Seitensprosses von *Cyanotis cristata* fällt auf, daß die zweizeilige Anordnung der jungen Blätter am Scheitel nicht mit der Divergenz $^1/_2$ erfolgt,

sondern daß die Divergenzwinkel wechselnd etwa 117° und 243° betragen. Bei *C. kewensis* und *somaliensis* dagegen ist der Winkel etwa 180° groß.

Da *C. kewensis* und *C. somaliensis* sich ganz ähnlich verhalten, seien sie auch gemeinsam besprochen. Die Längsschnitte zeigen bei den bilateralen Sprossen beider Arten einen kleinen und sehr flachen Vegetationskegel, an dem die jungen Blattanlagen ziemlich hoch inseriert sind. Etwas breiter sind die Scheitel der radiären Triebe, sonst verhalten sich die Vegetationskegel beider Wuchsformen in bezug auf die Entwicklung der Primordien gleichartig. Die Zellen der Außenschicht teilen sich nur antiklin, bleiben auch im Bereich der Blattanlage unaufgespalten und werden zur Blattepidermis, die bei diesen beiden Vertretern der Gattung nicht der Wasserspeicherung dient, sondern kleinzellig bleibt. Die Funktion der Wasserspeicherung wird hier von der Subepidermalen der Blattoberseite übernommen. Die subdermatogenen Zellen sind sehr oft in den beiden medianen Längsschnittebenen zu einer einschichtigen Lage angeordnet; da aber recht häufig auch perikline Teilungen ähnlich wie bei *Tradescantia albiflora* sowie *Zebrina pendula* und anderen zu beobachten sind, kann hier keine echte zweischichtige Tunica vorliegen. Trotz der Kleinheit der Vegetationskegel lassen sich an den Querschnittserien gewisse Unterschiede an den bilateralen und radiären Sprossen nachweisen.

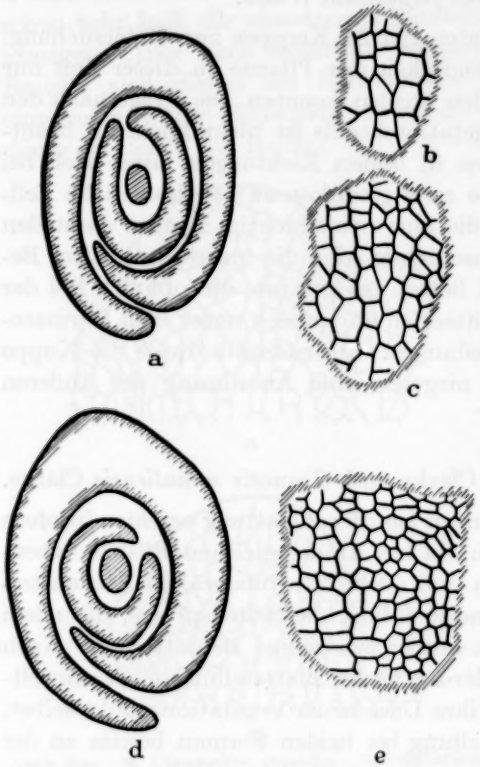


Abb. 21a—e. *Cyanotis kewensis.* a Knospe eines bilateralen Sprosses quer, Übersicht, 75mal. b Die oberste Kuppe des Vegetationskegels quer, 300mal. c Vegetationskegel quer 5μ unterhalb von b, 300mal. d Knospe eines radiären Sprosses quer, Übersicht, 75mal. e Die oberste Kuppe des Vegetationskegels quer, 300mal.

Da die erste Hervorwölbung der Blattprimordien fast auf gleicher Höhe mit dem Scheitel erfolgt, sind im Querschnitt oft beide nicht leicht voneinander zu trennen. Schon der erste Schnitt, der durch den äußeren Teil der Gewebekuppe führt und nur die obere Zellschicht getroffen hat, bestätigt, daß der Scheitel der radiären Pflanzen etwas breiter

ist als der der bilateralsymmetrischen. Während aber die Initialen der radiär gebauten Pflanzen ihre antiklinen Zellwände in allen möglichen Richtungen bilden und ihre Deszendenten etwa radial nach außen ausstrahlen (Abb. 21e, 22d), scheint bei den bilateralen eine gewisse Bevorzugung der Längsrichtung vorzuherrschen (Abb. 21b und c, 22b). Diese Längsreihen treten nicht so auffällig hervor wie bei *Tr. albiflora* oder *Z. pendula*. Meist sieht es so aus, als seien in der Mitte 4—5 anscheinend regellos gruppierte Initialen vorhanden, deren Abkömmlinge sich erst in der genannten Richtung zueinander parallel teilen. Außerdem ist zu erkennen, daß das meiste Zellmaterial durch Einziehung von neuen Zellwänden auf die Seite der nächst zu erwartenden Blattanlage gebracht wird (Abb. 21c am oberen Rand des Vegetationskegels). Auch bei dem Stengel mit zerstreut inserierten Blättern lassen sich vermehrte zueinander parallel gerichtete Zellteilungen dort nachweisen, wo das nächste Blatt zu erwarten ist (Abb. 21e rechts oben).

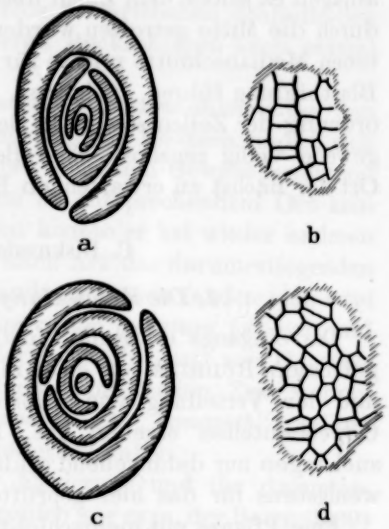


Abb. 22a—d. *Cyanotis somaliensis*. a Knospe eines bilateralen Sprosses quer, Übersicht, 75mal. b Die oberste Kuppe des Vegetationskegels quer, 300mal. c Knospe eines radiären Sprosses quer, Übersicht, 75mal. d Die oberste Kuppe des Vegetationskegels, 300mal.

Der Vergleich von verschiedenen Sprossen der gleichen Art zeigt, daß eine unterschiedliche Blattstellung mit einer unterschiedlichen Struktur am Scheitel und seiner andersartigen Zellteilungsweise in Zusammenhang stehen mag. Bei zweizeiliger Blattstellung scheinen die Initialen des Vegetationskegels und ihrer Deszendenten sich bevorzugt in Längsreihen parallel zur Blattanlagenmedianen zu ordnen. Daß Längsreihen bei diesen beiden *Cyanotis*-Arten nicht in solch weitgehender Unabhängigkeit voneinander erscheinen, wie bei *Tr. albiflora*, mag damit zusammenhängen, daß hier relativ viel Material des Vegetationskegels jeweils bei der Bildung eines neuen Primordiums verbraucht wird und nur wenige Zellen als eigentliche Initialen des Scheitels von einem Plastochron zum anderen übrigbleiben. Auch lassen sich am Querschnitt die Bereiche des Vegetationskegels und der jüngsten Blattanlage schlecht gegeneinander abgrenzen.

14. Rhoeo discolor Hance.

Der Vegetationskegel von *Rhoeo discolor* wird von einer einschichtigen Tunica überzogen, die auch im Bereich der Blattprimordien nicht

aufspaltet. Das darunterliegende Corpus läßt direkt am Scheitel häufig periklin und auch schräg verlaufende Aufteilungen erkennen. Die Frage, ob diese tangentialen Aufspaltungen des Corpus mit einem bestimmten Stadium des Plastochrons in Zusammenhang stehen, konnte nicht geklärt werden, da die Längsschnitte wohl in bezug auf den Vegetationskegel median geführt werden konnten, für die dispers inserierten Blattanlagen es jedoch dem Zufall überlassen bleiben mußte, ob sie dabei auch durch die Mitte getroffen wurden. Die Zahl der auf diese Weise erhaltenen Medianschnitte reichte für eine Beurteilung der Vorgänge, die zur Blattbildung führen, nicht aus. In den Querschnittsserien ist die Anordnung der Zellen sowohl in der Tunica als auch im äußeren Corpusgewebe völlig regellos. Eine Beziehung der Zellteilungsrichtung zum Ort der nächst zu erwartenden Blattanlage ist nirgends zu beobachten.

C. Diskussion der Ergebnisse.

1. Die Entwicklungsmechanik der Variegatio.

Die eingangs erwähnte Unstimmigkeit, die sich zwischen den Ergebnissen RÜDIGERS an einer nichtpanaschierten *Tradescantia albiflora* und der Verteilung von chlorophyllführenden und chlorophyllfreien Gewebeanteilen ergeben hat, kann nach den vorliegenden Untersuchungen nur dahingehend erklärt werden, daß die Befunde RÜDIGERS wenigstens für das hier geprüfte weißbunte Material nicht zutreffen.

Eine Pflanze mit mehrschichtiger Tunica wird eine anfangs vielleicht vorhandene Struktur als Sektorialchimäre nicht lange beibehalten können. Nach den bisher bekannten Zellteilungsvorgängen der Tunica ist immer eine allmählich fortschreitende Überlagerung der beiden Komponenten in der einen oder anderen Richtung zu erwarten, die zu dem meist recht stabilen Endzustand einer Periklinalchimäre führt. Dieser Vorgang läßt sich am besten an sektorial panaschierten Sämlingen studieren, unter denen — wenn sie aus einer Bastardierung hervorgegangen sind — solche Formen häufiger zu finden sind.

Von den oben erwähnten Vermutungen, für das Zustandekommen der Buntheit von *Tradescantia albiflora* und *Zebrina pendula* käme nur ein Vegetationskegel mit einschichtiger, nicht aufspaltender Tunica oder einer, der nur aus Corpusgewebe besteht, in Frage, hat sich in gewisser Hinsicht die erste bestätigen lassen. Die Oberhaut bleibt einschichtig und für die Verteilung der beiden Komponenten im Mesophyll ist das innere Gewebe verantwortlich. Darüber hinaus ist durch die Zellteilungsfolge im Corpus, die eine ausgezeichnete Richtung bevorzugt, ein Mechanismus vorhanden, der geeignet ist, eine einmal vorhandene sektoriale Verteilung von verschiedenen Gewebesorten während der Entstehung von größeren Sproßabschnitten beizubehalten.

Unbefriedigend bleibt aber, daß sich bei den hier dargestellten bunten Commelinaceen bisher noch nichts über die idiotypische Zugehörigkeit der Epidermis aussagen läßt, mit Ausnahmen von *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata*. Die Epidermis kann dort in ihren Schließzellen sehr wohl Chlorophyll ausbilden, während die entsprechenden Mesophyllzellen trotz gleichen histogenetischen Ursprungs dazu nicht imstande sind. Und das gibt Anlaß, die als farblos beschriebenen Schließzellen bei anderen Weißrandchimären und deren Rückschlägen auch einmal fluorescenzoptisch nachzuprüfen.

In der von KÜMMLER (1922) angestellten Untersuchung über den Chlorophyllgehalt der Stomata an panaschierten Blättern finden sich Pflanzen, bei denen die Schließzellen über albicatem Gewebe leuchtend grün sind, aber auch andere, bei denen an entsprechendem Ort kein Chlorophyll nachzuweisen ist. Außerdem konnte er bei wieder anderen unterschiedlichen Chlorophyllgehalt je nach Art des darunterliegenden Gewebes feststellen. Unter den Weißrandpelargonien fanden sich zwei Rassen mit grünen Schließzellen (*Pelargonium peltatum fol. var.* und *P. zonale „Madame Salleron"*); ein weißer Rückschlagsast von *P. zonale „Madame Salleron"* aber führte nur farblose Schließzellen. Zwei weitere Rassen (*P. zonale „Mrs. Parker"*, *P. zonale „Mr. Langguth"*) sollten dagegen wieder eine chlorophyllfreie Epidermis haben.

Gerade der Chlorophyllmangel der Epidermis und der darunterliegenden Zellschicht bei Weißrandpelargonien war es ja, der BAUR (1909) zu der Vermutung brachte, es handele sich um diplochlamyde Periklinalchimären, wie umgekehrt der schon von NOACK (1930) beobachtete Chlorophyllgehalt der Schließzellen bei dem grünrandigen *P. zonale „Freak of Nature"* zu der Annahme von dem Vorhandensein einer haplochlamydischen Struktur führte (CHITTENDEN 1927; RENNER 1936 a und b). Da die meisten dieser Untersuchungen mit dem Lichtmikroskop durchgeführt wurden, steht der Nachweis von eventuell doch noch vorhandenen minimalen Chlorophyllmengen in den sog. albicaten Geweben in vielen Fällen noch aus. Wie wichtig die fluoreszenzoptische Methode für den Nachweis von geringen Chlorophyllmengen ist, haben die Arbeiten von RUHLAND und WETZEL (1924) und v. LOUI (1931) gezeigt. Neuerdings konnte auch DRAWERT (1952) in gleicher Weise die Ansicht über das Fehlen von Chloroplasten in den Schließzellen von *Allium cepa* (HEATH 1952) widerlegen.

Nach eigenen informierenden, fluoreszenzmikroskopischen Untersuchungen an mehreren weißmanteligen Schecken (*Pelargonium zonale „Madame Salleron"*, *Bougainvillea glabra* var. *fol. var.*, zwei nicht näher bekannten bunten *Acer negundo*-Varietäten, *Oplismenus imbecillis* var. *variegatus*) führen alle Schließzellen sowohl über dem albicaten Blattrand als auch über dem graugrünen Mittelfeld Chloroplasten; Unter-

schiede in der Intensität sind nicht feststellbar. Bemerkenswert ist, daß das gleiche auch für alle vorkommenden farblosen Rückschlagssprosse gilt, auch für die als chlorophyllfrei beschriebenen von *P. zonale* „*Madame Salleron*" (KÜMMLER 1922, S. 615) und *P. zonale* „*Freak of Nature*" (THIELKE 1948, S. 11). Abweichend verhält sich eine vielleicht sektorial bunte *Hemerocallis fulva*, deren Schließzellchloroplasten sich in ihrer Farbintensität nach dem jeweils darunterliegenden Mesophyll zu richten scheinen.

Wahrscheinlich wird es bei genauerer Prüfung sehr wenige Schecken geben, die in ihren „farblosen" Gewebeteilen absolut frei von Chlorophyll sind. Vermutlich werden vor allem diejenigen, die zur Bildung von ganz albicaten Rückschlagssprossen befähigt sind, immer etwas Chlorophyll führen. Außerdem besteht ja eine Abhängigkeit der sekundären Vergrünung albicater Gewebe von Standortsfaktoren. Bekannt ist der Unterschied zwischen dunkel und hell stehenden bunten Tradescantien und das partielle Grünwerden eines farblosen Blatteiles von *Tr. albiflora* var. *albovittata*, wenn es teilweise durch ein anderes Blatt verdeckt wird (THIELKE 1948). Und sehr auffällig ist der Unterschied in dem Scheckungsgrad der Frühjahrs- und Johannistriebe bei den bunten *Acer negundo*-Zweigen.

Ungeachtet der Zugehörigkeit des darunterliegenden Mesophylls ist der Chlorophyllgehalt der Stomata von *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* in allen Bezirken der gleiche und das gilt auch für die anderen panaschierten Commelinaceen, bei denen wegen der relativ großen Unabhängigkeit der Oberhautinitialen und wegen der bevorzugten Richtung ihrer Zellteilungen eine idiotypische Heterogenität theoretisch in sektorialer Verteilung möglich wäre. Es bleibt aber die Frage, ob eine solche Heterogenität praktisch auch nachzuweisen ist. Die Befunde an *Tr. fluminensis* und an einigen Gräsern (THIELKE 1951) besagen, daß man bei Vorhandensein von Chlorophyll in den Schließzellen nicht ohne weiteres den Schluß ziehen darf, daß ein Mesophyll von gleicher Herkunft auch grün sein müßte. Und so kann auch noch nicht entschieden werden, ob bei den bunten Formen von *Tr. albiflora* und *Z. pendula* eine bis in die Epidermis hinein echte Sektorialchimäre vorliegt, oder ob das Stadium einer haplochlamyden Periklinalchimäre mit dem einer Sektorialchimäre verquickt ist. Für diesen letzten Fall kämen wieder 2 Möglichkeiten in Frage. Einmal kann eine homogene Außenschicht die sektorial gegliederte Innenkomponente einschließen, zum anderen kann die Außenkomponente ihrerseits wieder aus zwei verschiedenen Geweben aufgebaut sein, deren sektoriale Aufteilung völlig unabhängig von der des Innengewebes ist.

Sowohl bei *Tr. albiflora* als auch bei *Z. pendula* kommen farblose Triebe vor und sie sind auch lebensfähig, solange sie mit den übrigen

Ästen in Verbindung belassen werden. Vielleicht sind sie auch dazu nur durch den geringen Chlorophyllgehalt, den man ja im Fluorescenzmikroskop nachweisen kann, imstande. *Tr. fluminensis* var. *albostriata*, die im Mesophyll der farblosen Bezirke kein fluorescenzoptisch nachweisbares Chlorophyll ausbildet, kann sich anscheinend auch die Ausbildung von ganz blassen Seitentrieben nicht leisten. Ebenso wenig läßt sich eine Beeinflussung des Chlorophyllgehaltes der Schließzellen durch das darunterliegende Gewebe feststellen. Das war für die beiden im Endzustand albotunicaten Formen (*Commelina benghalensis* und *Tr. fluminensis*) auch kaum zu erwarten, da dort die Epidermis des fertigen Blattes von mindestens einer homogenen Lage von Chlorophylldefekten Zellen vom Binnengewebe mit wechselndem Chlorophyllgehalt getrennt ist. Bei den anderen beiden bunten Formen (*Tr. albiflora* und *Z. pendula*) hätte man mit dieser Möglichkeit rechnen müssen.

Der Vergleich der bunten *Comm. benghalensis* mit *Tr. fluminensis* zeigt, daß man durchaus nicht von gleichen anatomischen Befunden auf eine gleichartige Entwicklung schließen darf. Anatomisch gesehen liegt bei beiden Formen in der fertigen Pflanze der status albotunicatus vor. Bei beiden kommt gelegentliche Durchbrechung der zweiten Schichte vor, die einen tiefgrünen Streifen am Sproß zur Folge hat. Unterschiedlich ist der Chlorophyllgehalt des albicaten Mesophylls, besonders im Fluorescenzlicht. Während bei *Tr. fluminensis* keine Spur von Chlorophyll zu finden ist, läßt es sich in der farblosen Subepidermalen und im farblosen Mesophyllstreifen von *Comm. benghalensis* je nach Lage mit wechselnder Intensität nachweisen. Makroskopisch ist dieser Unterschied allenfalls an der blaßgelblichen Tönung der „farblosen" Bezirke von *Comm. benghalensis* gegenüber den reinweißen von *Tr. fluminensis* wahrnehmbar. Auffällig bleibt hier, daß die blassen Gewebeanteile bei *Tr. fluminensis*, trotz ihrer mangelnden Fähigkeit als Mesophyll Chlorophyll zu bilden, dies als Schließzellen sehr wohl tun können. Weiße Rückschläge sind bei beiden nicht aufgetreten; bei *Tr. fluminensis*, die anscheinend nicht einmal reinweiße Blätter bilden kann, wären sie des mangelnden Chlorophyllgehaltes wegen auch kaum lebensfähig, doch sollte man sie bei *Comm. benghalensis*, die häufig blaßgelbliche Hochblätter zustande bringt, eigentlich erwarten. Andererseits aber scheint gerade diese Form, vielleicht wegen ihrer zweischichtigen Tunica, recht stabil zu sein, da ja schon Vergrünungen relativ selten sind und eine Inversion entweder überhaupt nicht vorkommt, oder bisher übersehen worden ist.

Unter den weißbunten Pflanzen sind Inversionen vorwiegend im Bereich der haplochlamyden Periklinalchimären zu finden, von denen *Chlorophytum* und *Funckia* (Thielke 1948) die bekanntesten sind und im allgemeinen in ihrer Zeichnung auch recht labil sein können. Eine

Periklinalchimäre vom status albonucleatus ist sonst nur in wenigen Fällen, so bei *Pelargonium „Freak of Nature"* (THIELKE 1948) gefunden worden. Und sie mag wegen der meist starken Beteiligung der subdermatogenen Zellage am Aufbau des Mesophylls leicht als Vergrünung übersehen worden sein. Im Falle von *Commelina benghalensis* endlich wäre es durchaus denkbar, daß durch vollständige Inversion sich die Entwicklung derart ändere, daß außer der ersten und der zweiten Tunicaschicht kein weiteres Gewebe in die Blattanlage eintritt. Der chimärische Aufbau einer solchen Pflanze wäre dann allenfalls noch am Stengel nachzuweisen. Ebenso könnte man sich vorstellen, daß eine Verlagerung der beiden beteiligten Komponenten stattfände, derart, daß daraus entweder ein status albocordatus oder eine Mesochimäre von der Schichtung grün über weiß über grün und umgekehrt hervorgehen könnte. Für diese letzten Fälle wäre eventuell stellenweise mit dem Mehrschichtigwerden durch perikline Zellteilungen in der Oberhaut zu rechnen, da ja häufig eine vom gleichartigen Gewebe isolierte Zellschicht in dieser Weise zu reagieren pflegt. Vielleicht werden wir später einmal durch experimentelle Eingriffe solche Umlagerungen willkürlich hervorrufen können.

Tradescantia fluminensis hat von allen hier untersuchten Commelinaceen das meiste Interesse beansprucht. Im Vergleich der bunten und reingrünen Knospen, die ja beide an einer Pflanze sich befinden können, sind am Vegetationskegel so weitgehende Unterschiede aufgetreten, wie man sie früher nur in zwei verwandtschaftsmäßig so weit auseinanderliegenden Gruppen, wie die Angiospermen und die Gymnospermen es sind, gesucht hätte. Wie eingangs erwähnt, sind inzwischen unter den Gymnospermen auch Pflanzen mit ein- und zweischichtiger Tunica bekannt geworden. Und umgekehrt fanden sich unter den Angiospermen wieder Formen, deren Oberhaut auch direkt an der Scheitelspitze zu Aufspaltungen in perikliner Richtung befähigt ist.

Bei *Tr. fluminensis* var. *albostriata* werden diese periklinen Teilungen in der äußersten Zellschicht des Vegetationskegels nur mit einer gewissen Regelmäßigkeit ausgeführt, häufig scheint daraus eine Verdoppelung zu resultieren, wie sie später am Blatt nachzuweisen ist. Kommt es dagegen zu einer Mehrschichtigkeit, dann erhält ein aus dem Bereich dieses Sektors hervorgehendes Blatt an der entsprechenden Stelle einen weißen Streifen. Unterbleibt die Verdoppelung einmal, und das kommt seltener vor, dann zeichnet sich später auf der Blattspreite ein dunkelgrüner Streifen ab. Wenn solch ein Sektor im Verlauf des weiteren Wachstums sich verbreitert, bzw. wenn aus seinem Bereich eine Achselknospe austreibt, dann werden daraus die halb- und reingrünen Rückschlagsäste, deren Oberhaut am Scheitel und auch später an den Blättern sich nicht mehr in perikliner Richtung aufteilen kann. Das Ver-

hältnis der am bunten Sproß in ein Blattprimordium eintretenden beiden Gewebekomponenten zueinander wird beim Größerwerden der Blattanlage kaum noch geändert. Das Blatt erreicht meist nur eine Dicke von etwa 5 Zellagen und wächst vorwiegend in der Längsrichtung. Nur im Bereich des Blattrandes und der Spitze teilen sich die subepidermalen Zellen noch 1—2mal periklin und liefern dadurch den immer weißen Randstreifen. Anders als sonst bei Formen, an denen Epidermisspaltung auftritt, läuft hier wie bei allen anderen geprüften Commelinaceen der Blattrand nicht in einen zweischichtigen Hautsaum aus, ein Zeichen dafür, daß die so früh, direkt am Scheitel einsetzende Spaltung sich nicht später im Bereich der Blattprimordien wiederholt.

So überraschend die hier gefundene Struktur zunächst auch erscheinen mag, so kann man sie doch auch als den extremen Fall einer Reihe von haplochlamyden Periklinalchimären darstellen. Wir hatten früher gesehen, daß bei solchen Chimären die periklinen Zellteilungen der am Vegetationskegel einschichtigen Außenkomponente, die zu der Bildung von abweichend gefärbten Blatträndern führen, zu ganz verschiedenen Zeiten einsetzen können. Bei den damals untersuchten Dicotylen *Sambucus*, *Filipendula* und *Pelargonium* erschienen sie durchweg an nicht mehr ganz jugendlichen Blättern, die schon in Stiel und Spreite bzw. in Rhachis und Fiederblätter gegliedert waren (Thielke 1948). Bei den Monocotylen dagegen sind sie schon an den ganz jungen noch undifferenzierten Primordien vorhanden, die sich in unmittelbarer Nähe des Scheitels hervorwölben; und unter ihnen gelten viele Gramineen als ein Extrem, weil bei ihnen die Blattbildung durch perikline Teilungen in der Oberhaut des Vegetationskegels, die sich aber nur im Bereich der späteren Blattanlage befinden, eingeleitet wird. Wenn man diese Teilungen nun auf eine Stufe vorverlegen würde, die vor der Anlage eines Blattes liegen sollte, dann müßten die Knospen etwa so aussehen wie bei *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata*. Im Schema Abb. 23 sind diese verschiedenen Formen von Pflanzen mit periklin aufspaltender Oberhaut noch einmal einander gegenübergestellt.

Durch dieses ungewöhnliche Verhalten bedingt, wird die Einordnung von *Tr. fluminensis* var. *albostriata* in eine der verschiedenen Gruppen von Weißbuntheit (Übersicht s. v. Wettstein 1937, S. 40ff.) recht schwierig. Die Auffassung, daß es sich um eine Periklinalchimäre handele, und diese Meinung soll hier auch vertreten werden, wäre insofern anfechtbar, als die bisher gültige Voraussetzung vom Vorhandensein eines in der üblichen Weise geschichteten Vegetationskegels fehlt. Bisher ist ja auch immer versucht worden, einen vermuteten periklinalchimärischen Aufbau durch eine entsprechende Schichtung am Scheitel zu belegen. Andererseits besteht auch bei *Tr. fluminensis* die Struktur, daß ein Gewebekern von einem andersartigen peripheren

Gewebemantel umgeben wird. Der Nachweis, daß 2 Gewebesorten in eine Blattanlage eintreten können, kann durch Längsschnitte gebracht werden. Die äußere Komponente ist dabei meist 2—3schichtig. Bei Dreischichtigkeit bleibt allerdings die Innenkomponente von der Blattanlage ausgeschlossen, da die Blattdicke bei den meisten Commelinaceen ziemlich konstant ist. Das Blatt erhält dann an einer solchen Stelle einen von Ober- zu Unterseite durchgehend farblosen Streifen.

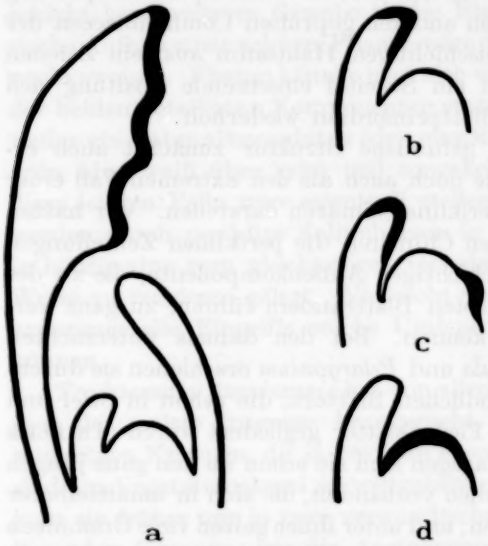


Abb. 23a—d. Schematische Darstellung von Längsschnitten durch verschiedene Knospen mit Kennzeichnung der Zonen, an denen eine perikline Aufspaltung der Oberhaut stattfindet (schwarz ausgezogene Linie). a Dicotylen-Typus: *Sambucus nigra* var. *variegata*, *Pelargonium zonale* var. *Freak of Nature*, *Filipendula ulmaria* var. *aurei-variegata*. b Liliaceen-Typus: *Chlorophytum elatum* var. *variegatum*, *Funckia undulata albocincta*, *Dracaena deremensis* var. *Warneckei* et var. *Bausei*. c Gramineen-Typus. d *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata*.

Schwierig ist außerdem die Entscheidung, ob haplo- oder diplochlamydischer Bau vorliegen soll. Der an der fertigen Pflanze vorhandene farblose Mantel pflegt im Normalfall 2—3schichtig zu sein. Bei Dreischichtigkeit am Blatt wird am gleichen Ort das grüne Mesophyll verdrängt und das Blatt bekommt einen farblosen Streifen. Für eine diplochlamyde Periklinalchimäre sollte man von Anfang an zwei voneinander unabhängige Mantelschichten erwarten dürfen. In gewisser Hinsicht ist hier auch eine Schichtung vorhanden, nur sieht sie etwas anders aus als man es bisher gewohnt ist. Der primäre Zustand am Vegetationskegel von *Tr. flum.* var. *albostriata* zeigt eine sich in andauernder Aufspaltung befindende Außenschicht. Wenn durch diese fortwährende Teilungstätigkeit in perikliner Richtung bereits am Scheitel Zwei- bis Dreischichtigkeit hervorgerufen wird, dann ist dies etwas anderes; diese Zellen sind auf Grund ihrer Herkunft alle von idiotypisch gleicher Beschaffenheit und lassen es im Längsschnitt an der unterschiedlichen Höhe ihrer antiklinen Zellwände und an der Bildung von kleineren histogenetisch zusammenhängenden Gewebekuppen erkennen. Unter ungünstigen Bedingungen scheinen die Aufspaltungen etwas nachzulassen, und dann kommt es leicht zu Vergrünungen, die anfangs einen Teil des Blattes, später die ganze Pflanze betreffen können. Ob hierbei

auch ein vollständiges Durchbrechen der Außenhaut stattfindet, ist solange nicht zu entscheiden, als wir der Epidermis nicht ansehen können, zu welcher Komponente sie gehört. Auf den Längsschnitten ist bisher nichts gefunden, was auf solche Verlagerung hindeutet.

Augenscheinlich besteht ein Zusammenhang zwischen der Teilungstätigkeit der Zellen und dem Zeitpunkt, zu dem eine bestimmte Kombination von idiotypisch verschiedenem Gewebe stattfindet. Unterbleibt einmal am Scheitel die Aufteilung der Oberhaut, dann tritt eine Zelle des „grünen" Kernes an die Stelle, die sonst von einer Tochterzelle der „farblosen" Außenschicht eingenommen worden wäre, und damit scheint schon eine nachträgliche Aufspaltung der Oberhaut unterbunden zu sein. Die Zeichnung eines Blattes ist hier schon zu einem sehr frühen Zeitpunkt determiniert, etwa dann, wenn die Blattanlage sich an der Basis des Scheitels hervorzuwölben beginnt. Das ist sehr gut verständlich, wenn man bedenkt, daß die Tradescantien Blätter von einer in bezug auf die Zahl der Zellschichten recht konstanten Dicke besitzen. Nach einer anfänglichen Festlegung ist eine spätere Verschiebung in der für den Blattquerschnitt vertikalen Richtung nicht mehr möglich. Der Vergleich der bunten Form mit dem rein grünen Rückschlag zeigt, daß ein Gewebe sich in seiner Zellteilungstätigkeit grundlegend ändern kann, wenn es aus idiotypisch unterschiedlichen Elementen besteht. Daß diese Änderung aber nur bei *Tr. fluminensis* und nicht bei *Tr. albiflora* oder *Z. pendula* auftritt, kann vielleicht durch den vollständigen Chlorophyllmangel des albicaten Mesophylls der ersten Form verständlich werden, der die Differenz zum grünen Rückschlagsgewebe noch in physiologischer Hinsicht größer werden läßt.

Es ist vielleicht auch kein Zufall, daß die oben erwähnte im Vergleich zu den Liliaceen und den damals untersuchten Dicotylen hier erfolgte Vorverlegung der Teilungstätigkeit in der Oberhaut gerade bei Pflanzen mit relativ „starrem" Blattbau auftritt. Wenn schon solche Teilungen vorkommen sollen, dann können sie nur hier liegen, wenn nicht das ganze Blatt größere Veränderungen erfahren soll.

Wenn nun eine Klassifizierung der Buntheit von *Tradescantia fluminensis* versucht werden soll, dann läßt sich die Pflanze nach dem oben Angeführten wohl mit einer gewissen Berechtigung als Sonderfall einer Periklinalchimäre auffassen, der weder dem status albocinctus noch dem status albotunicatus — soweit es den Vegetationskegel betrifft — zuzuordnen ist. Diese Überlagerung von farblosem und grünem Gewebe soll daher auf Vorschlag von RENNER als „status albocinctotunicatus" bezeichnet werden[1].

[1] Für den Rat, diesen Terminus hier zu gebrauchen, bin ich Herrn Prof. Dr. O. RENNER, München, sehr dankbar.

Daß die äußere Zellschicht am Vegetationskegel der bunten *Tr. fluminensis* keine echte Tunica im Sinne von BUDER und SCHMIDT mehr darstellt, ist sicher. Sie entspricht aber auch nicht einem Corpus, da sie und ihre Abkömmlinge immer peripher bleiben und nichts Wesentliches zum Aufbau des Binnengewebes der Achse beisteuern. Es bleibt somit eine Schichtung des Vegetationskegels aus zwei voneinander unabhängigen Komponenten bestehen, wobei ein zentrales Gewebe (Corpus) schalenförmig von einem Außengewebe eingeschlossen wird, das die Stelle der Tunica eingenommen hat. Da diese Außenschicht, von den ersten Zellteilungen am Scheitel abgesehen, sich auch weiterhin wie eine Tunica benimmt, könnte man vielleicht von einer *unechten Tunica* sprechen. In dem Verhalten dieser Zellschicht besteht der grundsätzliche Unterschied zwischen dem „nackten" Vegetationskegel von *Tr. fluminensis* und dem ebenfalls als nackt bezeichneten Scheitel von *Saccharum officinarum*. Dort tritt nämlich das Corpus selber an die Oberfläche des Scheitels, und durch seine Zellteilungen, die in allen Ebenen des Raumes erfolgen können,werden sowohl der gesamte Achsenkörper als auch alle oberirdischen vegetativen Organe gebildet.

Die früher geäußerte Meinung, eine Pflanze ohne echte Tunica könne keine Periklinalchimären bilden (THIELKE 1951), muß nach den Befunden an diesem Objekt korrigiert werden. *Periklinalchimärischer Bau einer Pflanze kann auch entstehen, wenn an einem Vegetationskegel zweierlei voneinander unabhängige Gewebekomponenten in peripherer Verteilung bestehen können, die beide an der Ausdifferenzierung der einzelnen Organe beteiligt sind.*

Da FOSTER (1939b) es ablehnt, bei dem Vegetationskegel der Gymnospermen als von einem nackten Corpus zu sprechen und meint, die oberflächlichen Zellen stellen eine „potentielle" Tunica dar, die sich hier nur anders verhalte, könnte man mit dieser seiner Meinung auch das Verhalten des Scheitels der bunten *Tr. fluminensis* in Einklang bringen. Die farblose Außenkomponente wäre dann also eine potentielle Tunica, die sich insofern anders benimmt, als sie den Zeitpunkt der periklinalen Aufspaltung im Vergleich zu den Gräsern und den Liliaceen früher wählt. Nach FOSTER wäre dann auch bei solchen oberhautspaltenden Gymnospermen periklinalchimärischer Bau möglich.

2. Zur Tunica-Corpus-Struktur des Vegetationskegels.

Im Zusammenhang mit dem hier jetzt vorliegenden Material soll auch die Frage nach der Allgemeingültigkeit der von SCHMIDT und BUDER aufgestellten Begriffe Tunica und Corpus erörtert werden. Es muß immer wieder betont werden, daß die Autoren selber sie nicht als Ersatz für die HANSTEINschen Histogene, die als solche ja prospektive Bedeutung haben, angewendet wissen wollten, sondern daß ihnen nach ihrer

Definition und ihrer Anwendung durch die Autoren selber allein topographische Bedeutung zukommen darf. Als Histogene sollen sie nur in des Wortes weiterer Bedeutung bezeichnet werden, da sie ja tatsächlich allen Geweben des Sprosses in wechselnder Beteiligung den Ursprung geben. Daß die Definition dieser Begriffe etwas weiter gefaßt sein sollte, wurde eingangs erwähnt. Es geht nicht an, aus dem Vorkommen von nur vereinzelten periklinen Zellwänden innerhalb der Oberhaut am Vegetationskegel, das ja doch häufiger zu sein scheint, wie an *Triticum*, *Agropyron* und *Dactylis* gefunden (SHARMAN 1940, 1943; THIELKE 1951), auf das Fehlen einer Tunica schließen zu wollen. Da man immer mit solchen Anomalien rechnen muß, bleibt eine Untersuchung von möglichst vielen Knospen unerläßlich.

Eine Tunica, deren Zellen sich am Scheitel ja nur durch antikline Zellwände zu teilen pflegen, muß auf allen Längsschnitten zu erkennen sein, die median durch den Vegetationskegel verlaufen, ungeachtet ihrer Stellung zur Blattanlageninsertion. Es ist verständlich, daß man bei Pflanzen mit zweizeiliger oder dekussierter Blattstellung zur Prüfung derartiger Fragen zunächst nur solche Schnitte benutzt, die gleichzeitig auch die Mediane der Blattanlagen treffen. In Zweifelsfällen sollte man aber trotzdem auch andere Ebenen zur Beurteilung mit heranziehen, und das hat sich gerade bei *Tradescantia albiflora*, *Zebrina pendula* und anderen als wichtig erwiesen, da dort durch ein besonderes Verhalten der Initialen leicht andere Verhältnisse vorgetäuscht werden können. In Tunica und Corpus finden sich dort Initialen, die unabhängig voneinander durch ihre zunächst nur antiklinen Zellwände Zellreihen bilden, die zueinander und zur Blattanlagenmedianen parallel laufen. Im Corpus finden dann innerhalb dieser Reihen auch perikline Teilungen statt, die das Zellmaterial im Rhythmus des Plastochrons jeweils an die Seite befördern, wo die nächste Blattanlage zu erwarten ist. Daß diese Arbeitsweise der Initialen mit der zweizeiligen Blattstellung in Zusammenhang steht, ist keine Frage. Sie kommt wohl vorwiegend bei Formen mit einschichtiger Tunica vor. Auffällig bleibt aber, daß sie bei *Tr. flum.* var. *albostriata* fehlt, trotzdem auch bei dieser Pflanze die Blätter streng in 2 Zeilen inseriert sind. Sie fehlt ebenfalls bei den radiärsymmetrischen Formen wie *Rhoeo discolor* und *Cyanotis*, scheint aber nur in Andeutung wieder bei den bilateralsymmetrischen *Cyanotis*-Zweigen vorhanden zu sein. Anscheinend sind nicht alle Organismen auf eine solche Teilungstätigkeit angewiesen, um ihre Blätter in zweizeiliger Stellung zu inserieren; und das haben die ebenfalls mit zweizeiliger Beblätterung versehenen Formen mit zweischichtiger Tunica (*Commelina benghalensis* und *Tradescantia peruviensis*) bewiesen. Vielleicht wäre es eine lohnende Aufgabe, weitere histogenetische Prozesse in Zusammenhang mit der Insertion der Organe am vegetativen und

reproduktiven Scheitel zu verfolgen, und das vor allem in solchen Fällen, bei denen ein Wechsel in der Blattstellung vorkommt. So geht ja bei manchen Gräsern die anfangs vorhandene Distichie durch nachträgliche Torsion des ganzen Stengels oder durch Änderung der Wachstumsweise direkt am Scheitel verloren.

Das immer häufiger beobachtete Vorkommen von periklinen Teilungen in embryonalen, oberflächlich gelegenen Zellen gibt Anlaß zu der Frage, wie weit die Verwendung des Wortes „Dermatogen" in dem bisher üblichen Sinne noch zulässig ist. Es ist zu überlegen, ob dieser Begriff nicht nur dann verwendet werden sollte, wenn die betreffenden Zellen tatsächlich nichts anderem als der Epidermis und deren Anhangsorganen den Ursprung geben. Bei vielen randpanaschierten Pflanzen, z.B. bei *Pelargonium zonale „Freak of Nature"* ist bei der grünen Form die Oberhaut des Vegetationskegels wirklich ein Dermatogen, das nur die Epidermis liefert, während bei der bunten Form die entsprechende Zellage für das gesamte Mesophyll des Blattrandes und manchmal auch für ganze Blätter verantwortlich sein kann. Und auch bei vielen Gramineen haben wir bisher von einer „dermatogenen" Entstehung ganzer Blätter gesprochen. Im Falle von *Tradescantia fluminensis* hätten also die rein grünen Pflanzen ein Dermatogen, die bunten dagegen nicht. Hier habe ich deshalb den meiner Meinung nach noch neutralen Begriff „Oberhaut" gebraucht. So wie die HANSTEINschen Begriffe Periblem und Plerom wegen ihrer prospektiven Bedeutung sich nicht halten ließen, so sollte das Wort Dermatogen, das häufig auch von der Tunica-Corpuskonzeption im Sinne von 1. Tunicaschicht mit übernommen wurde, nicht mehr allgemeine Verwendung finden oder wenigstens auf die Fälle beschränkt werden, bei denen der dem Worte eigene histogenetische Sinn gewahrt bleibt.

In neuerer Zeit ist vor allem durch amerikanische Forscher eine Aufteilung des Vegetationskegels in mehrere meristematische Zonen versucht worden, denen nun histogenetischer Wert im engeren Sinne zukommen soll. Die Einteilung der Meristemzonen wird dabei nach cytologischen Merkmalen vorgenommen. Diese Untersuchungen gehen auf eine Arbeit von KOCH (1891) zurück, der die beginnende cytologische Gewebedifferenzierung am Scheitel beschreibt, diese aber eigentlich nicht als eigene Histogene auffaßt, s. S. 673: „Wie wir sahen, sind sämtliche Gewebe direkt von dem embryonalen, der ausgefächerten Substanzmasse des Vegetationspunktes abzuleiten." Nun wird eine ähnliche Einteilung des meristematischen Gewebes am Vegetationskegel vor allem bei Gymnospermen vorgenommen (s. FOSTER 1938, 1940, 1941, 1943; CROSS 1942; KEMP 1943; STERLING 1945, 1946; GRIFFITH 1952). Auch bei den Angiospermen wurden dann ähnliche Zonen beobachtet, z.B. bei *Trichocereus spachianus, Opuntia cylindrica* und *Echinocereus* (BOKE

1941, 1951), bei *Heracleum* (MAJUMDAR 1942), *Liriodendron tulipifera* (MILLINGTON und GUNCKEL 1950), bei *Chrysanthemum morifolium* (POPHAM und CHAN 1950) und schließlich bei weiteren Compositen (RAUH und REZNIK 1953).

Es ist sicher kein Zufall, daß diese Zonierung zuerst an großen und vielzelligen Vegetationskegeln, wie ihn die meisten Gymnospermen haben, aufgefunden wurde. Zweifellos bestehen besonders dort gewisse Unterschiede dieser Zellkomplexe in bezug auf Zellgröße, Färbungsintensität, Vacuolisation und Teilungsrichtung der Zellen. Natürlich erliegen meristematische Zellen bei der Weiterdifferenzierung gewissen Veränderungen, und sie werden in den Randbezirken auch anders aussehen als in der Mitte. Trotzdem wird die Definierung der 4 oder 5 meist gegebenen Meristemgruppen in 1. apikales Meristem, 2. Zentralmutterzellen, 3. Flankenmeristem und 4. Markrippenmeristem nicht immer ohne Schwierigkeiten durchzuführen sein. Vor allem dadurch, daß laufend das Zellmaterial von einer Zone in eine andere abgegeben wird, ist eine exakte Abgrenzung nicht einfach. Daß die Gefahr einer mehr oder weniger subjektiven Deutung bestehen kann, zeigt, daß von den Autoren diese Bezirke häufig im Schema dargestellt oder in Photographien durch nachträglich eingezeichnete Linien hervorgehoben werden.

Wahrscheinlich werden diese Areale in der einen Pflanzengruppe deutlicher in Erscheinung treten als in einer anderen. RAUH und REZNIK, die bei den von ihnen untersuchten Compositen, Dipsacaceen und Campanulaceen sehr für die Aufteilung des Scheitels in die oben erwähnten meristematischen Zonen eintreten (1953), haben sie vorher bei den Rosoideen nicht gefunden, zumindest nicht erwähnt (1951). Für die rein deskriptive Anwendung haben sich die Termini Tunica und Corpus anscheinend doch besser bewährt, und ihre weit auffälligere Struktur ist vielleicht die Ursache, daß die Zonierung nach cytologischen Gesichtspunkten sich so spät hat auffinden lassen. Daß aus den Derivaten von Tunica und Corpus bei verschiedenen Pflanzen nicht das entsprechende Gewebe hervorgeht, sie also keine Histogene im Sinne HANSTEINS darstellen, ist seit SCHMIDT (1924) bekannt. Dagegen scheinen die neuen Zonen diese Anforderungen in bezug auf die Achse wenigstens zu erfüllen. Hier scheint aber die Hauptschwäche in ihrer topographischen Anwendbarkeit zu liegen.

Bei Pflanzen, die mit einer echten Tunica versehen sind, bereitet die Vorstellung Schwierigkeiten, daß die Gruppe der Zentralzellen, die oberflächlich an der Spitze des Scheitels liegen, durch große, stark vacuolisierte Kerne und schwach färbbares Cytoplasma gekennzeichnet sind, im übrigen aber ohne besondere Bedeutung seien, der apicalen Spitzenzellgruppe der Gymnospermen entsprechen sollen, durch deren Tätig-

keit außer der Oberhaut der gesamte Zentralmutterzellkomplex, das wichtigste Histogen des Sprosses überhaupt, entsteht.

Wenn, wie es meist üblich ist, die Gliederung des Scheitels in Tunica und Corpus als rein deskriptives Moment beibehalten wird, dann ist es befremdlich (RAUH und REZNIK 1953), daß die Gruppe der „Zentralzellen", die, in der Mitte des Scheitels gelegen, einmal nur innerhalb der Tunica liegen kann (*Zinnia elegans*), dann aber außer der Tunica auch die äußeren Zellen des Corpus umfassen soll (*Crepis rubra*). Weiter schließt das „Flankenmeristem" außer dem peripheren Teil des Corpus auch die seitlichen Zellen der gleichen Tunica ein, deren mittlere Zellen einem anderen „Histogen" angehören. Diese Überschneidungen werden vermieden, wenn — wie es andere Autoren machen — die Tunica als eigene meristematische Zone dargestellt wird, und die weitere Einteilung nur das Corpus betrifft (BOKE 1941, 1951; POPHAM und CHAN 1952; STANT 1952).

Wenn RAUH und REZNIK schreiben (1953, S. 242): „Die hier aufgezeigte Zonierung des Scheitelmeristems, die an vielen neuen Beispielen bereits vorliegende Ergebnisse bestätigt, unterscheidet sich von der bisher üblichen Tunica-Corpuskonzeption im wesentlichen darin, daß der VP nicht als starres Gebilde, sondern als ein in Wachstum und ständiger Veränderung begriffenes Organ betrachtet wird und daß sich sämtliche in der Scheitelspitze abspielenden Prozesse mit Hilfe von Histogenen vollziehen", dann übersehen sie dabei, daß bereits aus den wenigen von SCHMIDT (1924) dargestellten Vegetationspunktanalysen klar hervorgeht, wie wechselnd der Anteil von Tunica und Corpus bei der Herausdifferenzierung von Seitenorganen, etwa der Blätter, bei verschiedenen Pflanzen sein kann. Schon deshalb konnten sie niemals den HANSTEINschen Histogenen entsprechen. Daß aber das Verhältnis von Tunica und Corpus bei manchen Pflanzen während der vegetativen Phase ziemlich konstant sein kann, haben viele Periklinalchimären bewiesen. Daß andererseits Meristemgruppen von sicherem histogenetischem Wert für uns sehr wichtig werden sollen, solange wir sie nicht einigermaßen exakt topographisch festlegen können, ist mir sehr zweifelhaft.

Für die hier untersuchten Commelinaceen und das sehr unterschiedliche Verhalten ihrer meristematischen Zellen am Vegetationskegel kann jedenfalls die oben angeführte Zonierung nicht ohne Zwang gezeigt werden.

Ebensowenig kann bei diesen Objekten eine besonders aktive Initialzone an der Basis des Vegetationskegels bestätigt werden (l'anneau initial), wie sie in den letzten Jahren mehrfach beschrieben worden ist (PLANTEFOL 1947, BERSILLON 1951, BUVAT 1952, LANCE 1952). Bei den relativ wenigzelligen Vegetationskegeln der hier untersuchten Comme-

linaceen umfaßt die teilungsaktive Zone entsprechend den alten Vorstellungen die obere Kuppe des Scheitels bis hinab zu der Höhe, auf der die Blattanlagen sich hervorwölben. Allerdings wird diese Annahme nur nach der Plasmadichte der Zellen getroffen; eine exakte Auszählung der Mitosehäufigkeit wurde nicht unternommen.

Die Erfahrung, daß ein für biologische Objekte aufgestelltes Schema meist nicht die anfangs erwartete Allgemeingültigkeit besitzt, wenn erst weitere Untersuchungen vorliegen, scheint sich auch für diesen Fall zu bestätigen wie für die HANSTEINschen Histogene und für die Annahme von der Verbreitung einer bestimmten Tunica-Corpusstruktur innerhalb bestimmter Pflanzengruppen.

Ob der Gliederung des Vegetationskegels in Tunica und Corpus eine systematische Bedeutung zukommt, mag dahingestellt bleiben. Gerade die Arbeiten amerikanischer Autoren haben zwar in den letzten Jahren gezeigt, daß allein innerhalb der Gymnospermen sich eine aufsteigende Reihe feststellen läßt, die allmählich vom primitiven Typus mit nacktem Vegetationskegel zu höher organisierten mit ein- und schließlich zweischichtiger Tunica führt. Auch bei den Rosaceen deuten die Autoren (ROUFFA und GUNCKEL 1951) die von 1—6 ansteigende Zahl der Tunicaschichten zwar als Fortschritt innerhalb dieser Familie, glauben aber nicht, daß der Zahl der Tunicaschichten eine besondere ontogenetische und systematische Bedeutung zukomme. Außerdem scheint die hohe Variabilität dieser Strukturen innerhalb einer kleinen taxonomischen Einheit wie bei den Gramineen und den Commelinaceen für ihren systematischen Wert ebenso bedenklich zu sein, wie die Tatsache, daß Bau und Wachstumsweise des Vegetationskegels an der gleichen Pflanze sich durch Umkombination von idiotypisch verschiedenem Gewebe grundlegend verändern lassen. Es sieht so aus, als lasse vorläufig nur die Entscheidung der Frage, ob ein Sproß mit einer Scheitelzelle wächst oder mit mehreren Initialen, eine Beschränkung auf bestimmte Gruppen von Gefäßpflanzen zu.

Wir werden also in Zukunft unter den Angiospermen, gleichgültig in welchem Bereich, mit dem Vorkommen von Vegetationskegeln mit und ohne Tunica zu rechnen haben. Im ersten Fall wäre auch bei entsprechender Struktur innerhalb nur einer Tunicaschicht ein Nebeneinander von getrennten Initialbezirken möglich, die einen heterogenen Aufbau der daraus entstehenden Gewebe zulassen würden. Außerdem muß damit gerechnet werden, daß manche Pflanzen die Zahl ihrer Tunicaschichten von einem bestimmten Altersstadium an konstant beibehalten, während bei anderen die Zahl in gewissen Grenzen während der Ontogenese, während eines Plastochrons und beim Übergang zur floralen Phase sich ändern kann, wobei sich bisher keine Gesetzmäßigkeit darin erkennen läßt, ob in bestimmten Fällen mit einer Vermehrung

oder mit einer Verminderung der Schichtenzahl zu rechnen ist. Kennzeichnend für diese Situation ist die kurze Tabelle, die RAUH und REZNIK (1951, S. 63) geben und die darstellt, daß beim Eintritt in die reproduktive Phase alle drei genannten Möglichkeiten vorkommen können. Im zweiten Fall wäre einmal ein nackter Vegetationskegel wie bei den Gymnospermen zu erwarten, wo durch die in allen Ebenen des Raumes mögliche Teilungstätigkeit in oberflächlich gelegenen Zellen alle Seitenorgane und die ganze Achse aufgebaut werden (*Saccharum*); und schließlich besteht auch die Möglichkeit, daß trotz Fehlens einer echten Tunica der Vegetationskegel aus zwei unabhängigen Komponenten aufgebaut ist, wobei die äußere eine innere mantelartig umgibt, sich am Scheitel antiklin und periklin teilen kann und dadurch nur die peripheren Schichten in wechselnder Breite an Achse und Seitenorganen liefert (*Tradescantia fluminensis* var. *albostriata*). Die Möglichkeit eines solchen Übereinanderliegens von 2 Stockwerken von Initialen am Scheitel hatte schon KORODY (1937) erwähnt. Sie hielt es aber für sehr unwahrscheinlich, daß eine solche Anordnung bestehenbleiben könne, wenn im oberen Stockwerk perikline Teilungen am Scheitel auftreten, wie es bei *Abies concolor* der Fall ist. Nach meinen Erfahrungen an *Tr. flum.* var. *albostriata* ist jedoch nicht einzusehen, weshalb eine Überlagerung von zwei mehrschichtigen, sich in perikliner und antikliner Richtung aufteilenden Etagen nicht beständig bleiben soll, wenn die entsprechenden Initialen in bezug auf ihre Teilungstätigkeit miteinander Schritt halten.

D. Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Innerhalb der Commelinaceae haben sich am vegetativen Sproßscheitel folgende unterschiedliche Strukturen nachweisen lassen:

a) Eine zweischichtige Tunica haben *Commelina benghalensis* und *Tradescantia peruviensis*.

b) Über eine einschichtige Tunica verfügen: *Tradescantia albiflora*, *Tr. virginica*, *Tr. navicularis*, *Tr. fluminensis* in der reingrünen Form, *Zebrina pendula*, *Z. flocculosa*, *Z. purpusii*, *Commelina forskålei* und *Aneilema papuanum*.

c) Einen Vegetationskegel mit periklin aufspaltender Oberhaut, die mit ihren Abkömmlingen die Stelle einer Tunica einnimmt, weist die panaschierte *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* auf, wo in der Knospe zweierlei idiotypisch unterschiedene Gewebe miteinander kombiniert sind. Mit zunehmender Vergrünung tritt eine einschichtige Tunica wieder in Erscheinung.

2. Die Klassifizierung der entwicklungsmechanisch bedingten Panaschierung läßt sich bei den vier hier untersuchten Formen wie folgt vornehmen:

a) *Tradescantia albiflora* var. *albovittata* und *Zebrina pendula* var. *quadricolor* sind Sektorialchimären, an denen farblose und rein grüne Rückschläge auftreten können.

b) *Commelina benghalensis* var. *variegata* ist eine ziemlich stabile diplochlamyde Periklinalchimäre vom status albotunicatus, an der nur selten rein grüne Rückschläge entstehen.

c) Als Periklinalchimäre mit farbloser Außenkomponente läßt sich auch *Tradescantia fluminensis* var. *albostriata* auffassen; ihrer Mittelstellung entsprechend soll sie als dem „status albocinctotunicatus" angehörig bezeichnet werden. An dem eine echte Tunica entbehrenden Vegetationskegel kann chimärischer Bau bestehenbleiben, wenn beide Gewebeanteile in ihrer periklinen Aufspaltung miteinander Schritt halten. Vergrünungen sind hier recht häufig.

3. Die relativ hohe Konstanz der sektorialen Zeichnung von Sproßachse und Blatt über mehrere Internodien hinweg bei *Tradescantia albiflora* und *Zebrina pendula* ist möglich durch eine Zellteilungsfolge der Vegetationskegelinitialen in einer bestimmten zur Blattanlageninsertion orientierten Richtung. Die gleiche Zellteilungsweise, die vermutlich mit der zweizeiligen Blattstellung in Zusammenhang steht, findet sich auch bei den grünen Formen von *Tradescantia albiflora* und *Zebrina pendula*, ferner bei *Zebrina flocculosa*, *Z. purpusii*, *Tradescantia virginica*, *T. navicularis* und bei *Commelina forskålei*, in weniger deutlich ausgeprägter Form auch bei den bilateralen Ästen von *Cyanotis kewensis* und *C. somaliensis*. Sie fehlt bei den mit zweischichtiger Tunica versehenen ebenfalls zweizeilig beblätterten *Commelina benghalensis* und *Tradescantia peruviensis* und fehlt bei den dispers beblätterten Sprossen von *Cyanotis kewensis*, *Cyanotis somaliensis* und *Rhoeo discolor*.

4. Die Begriffe Tunica, Corpus und Dermatogen werden einer Diskussion unterzogen.

Literatur.

ALLEN, G. S.: Embryogeny and the development of the apical meristems of Pseudotsuga. III. Development of the apical meristems. Amer. J. Bot. **34**, 204 (1947). — BAKER, E.: Induced polyploid chimeras in *Solanum tuberosum*. Amer. J. Bot. **30**, 187 (1943). — BAUR, E.: Das Wesen und die Erblichkeitsverhältnisse der „Varietates albomarginatae hort." von *Pelargonium zonale*. Z. Abstammgslehre **1**, 330 (1909). — BERSILLON, G.: Sur le point végétatif de *Papaver somniferum:* structure et fonctionnement. C. r. Acad. Sci. Paris **232**, 2470 (1951). — BLASER, H. W., and J. EINSET: Leaf development in six periclinal chromosomal chimeras of apple varities. Amer. J. Bot. **35**, 473 (1948). — BOKE, N. H.: Histogenesis and morphology of the phyllode in certain species of *Acacia*. Amer. J. Bot. **27**, 73 (1940). — Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrica*. Amer. J. Bot. **28**, 656 (1941). — Development of the adult shoot apex and floral initiation in *Vinca rosea*. Amer. J. Bot. **34**, 433 (1947). — Histogenesis of the vegetative shoot in *Echinocereus*. Amer. J. Bot. **38**, 23 (1951). — BROOKS,

R. M.: Comparative histogenesis of vegetative and floral apices in *Amygdalus communis* with special reference to the carpel. Hilgardia (Berkeley, Calif.) **13**, 249 (1940). — BUDER, J.: Bau des phanerogamen Sproßvegetationspunktes und seine Bedeutung für die Chimärentheorie. Ber. dtsch. bot. Ges. **46**, (20) (1928). — BUVAT, R.: Structure, évolution et fonctionnement du point végétatif de *Vicia faba*. Ann. Sci. natur. Bot., XI. s. **13**, 199 (1952). — CHAKRAVARTI, S. C.: Organisation of the shoot apex during the ontogeny of *Brassica campestris* L. Nature (Lond.) **171**, 223 (1953). — CHITTENDEN, R. J.: Vegetative segregation. Bibliogr. Genet. **3**, 355 (1927). — CLARK, J.: Beiträge zur Morphologie der Commelinaceen. Flora (Jena) **93**, 483 (1904). — CROSS, G. L.: The morphology of the bud and the development of the leaves of *Viburnum rufidulum*. Amer. J. Bot. **24**, 266 (1937). — A comparative histogenic study of the bud scales and foliage leaves of *Viburnum opulus*. Amer. J. Bot. **25**, 246 (1938). — The structure and development of the apical meristem in the shoots of *Taxodium distichum*. Bull. Torrey Bot. Club **66**, 431 (1939). — Some histogenetic features of the shoot of *Cryptomeria japonica*. Amer. J. Bot. **28**, 573 (1941). — Structure of the apical meristem and development of the foliage leaves of *Cunninghamia lanceolata*. Amer. J. Bot. **29**, 288 (1942). — A comparison of the shoot apices of the Sequoias. Amer. J. Bot. **30**, 130 (1943). — DERMEN, H.: Cytochimeras and histogenesis in cranberry. Amer. J. Bot. **34**, 32 (1947). — DRAWERT, H.: Der fluoreszenzoptische Nachweis von Chloroplasten in den Schließzellen von *Allium cepa L.* Flora (Jena) **139**, 329 (1952). — FOSTER, A. S.: Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. Bull. Torrey Bot. Club **65**, 531 (1938). — Structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta*. Amer. J. Bot. **26**, 372 (1939a). — Problems of structure, growth and evolution in the shoot apex of seed plants. Bot. Review **5**, 454 (1939b). — Further studies on zonal structure and growth of the shoot apex of *Cycas revoluta*. Amer. J. Bot. **27**, 478 (1940). — Zonal structure of the shoot apex of *Dioon edule* LINDL. Amer. J. Bot. **28**, 557 (1941). — Zonal structure and growth of the shoot apex in *Microcycas calocoma* (MIQ.) A. D. C. Amer. J. Bot. **30**, 56 (1943). — GIFFORD, E. M.: The structure and development of the shoot apex of *Ephedra altissima* DESF. Bull. Torrey Bot. Club **70**, 15 (1943). — The structure and development of the shoot apex in certain woody Ranales. Amer. J. Bot. **37**, 595 (1950). — GRAVIS, A.: Recherches anatomiques et physiologiques sur le *Tradescantia virginica* L. Bruxelles. Mém. Acad. roy. Sci. Belg. **57** (1898). — GRÉGOIRE, V.: La morphogénèse et l'anatomie morphologique de l'appareil floral. Cellule **47**, 287 (1938). — GRIFFITH, M. M.: The structure and growth of the shoot apex in *Araucaria*. Amer. J. Bot. **39**, 253 (1952). — GROOM, P.: Über den Vegetationspunkt der Phanerogamen. Ber. dtsch. bot. Ges. **3**, 303 (1885). — HANSTEIN, J.: Die Scheitelzellgruppe im Vegetationspunkt der Phanerogamen. Bonn 1868. — HEATH, O. V. S.: Studies in stomatal behaviour. II. The rôle of starch in the light response of stomata. 2. The response of stomata of *Allium cepa* L., together with some preliminary observations on the temperature response. New Phytologist **51**, 30 (1952). — HEINRICHER, E.: Rückgang der Panaschierung und ihr völliges Erlöschen als Folge verminderten Lichtgenusses nach Beobachtungen und Versuchen mit *Tradescantia fluminensis VELL.* var. *albostriata*. Flora (Jena) **109**, 40 (1917). — HELM, J.: Untersuchung über die Differenzierung der Sproßscheitelmeristeme von Dicotylen unter besonderer Berücksichtigung des Procambiums. Planta (Berl.) **15**, 105 (1932). — HOFMEISTER, W.: Beiträge zur Kenntnis der Gefäßkryptogamen. Abh. königl.-sächs. Ges. Wiss. **3**, 603 (1857). — HSÜ, J.: Structure and growth of the shoot apex of *Sinocalamus Beecheyana* MCCLURE. Amer. J. Bot. **31**, 404 (1944). — JOHNSON, M. A.: Zonal structures of the shoot apex in *Encephalartos*, *Bowenia* and *Macrozamia*. Bot. Gaz. **106**, 26 (1944). — Growth and development of the shoot of *Gnetum gnemon* L. I. The shoot apex and pith. Bull. Torrey Bot. Club **77**, 354 (1950). — KEMP, M.:

Morphological and ontogenetic studies on *Torreya californica* TORR. I. The vegetative apex of the megasporangiate tree. Amer. J. Bot. **30**, 504 (1943). — KLIEM, F.: Vegetationspunkt und Blattanlage bei *Avena sativa*. Beitr. Biol. Pflanz. **24**, 281 (1936). — KOCH, L.: Über Bau und Wachstum der Sproßspitze der Phanerogamen. I. Gymnospermen. Jb. wiss. Bot. **22**, 491 (1891). — KORODY, E.: Studien am Vegetationspunkt von *Abies concolor*. Beitr. Biol. Pflanz. **25**, 23 (1937). — KÜMMLER, A.: Über die Funktion der Spaltöffnungen weißbunter Blätter. Jb. wiss. Bot. **61**, 610 (1922). — KÜSTER, E.: Über sektoriale Panaschierung und andere Formen der sektorialen Differenzierung. Mh. naturw. Untersuch. **12**, 37 (1919). — Zur Kenntnis der panaschierten Gehölze. IV. Mitt. dtsch. dendrolog. Ges. **32**, 110 (1923). — Pathologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl. Jena 1925. — Anatomie des panaschierten Blattes. In LINSBAUERS Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. VIII. Berlin 1927. — Beitrag zur Kenntnis der panaschierten Gehölze. Mitt. dtsch. dendrolog. Ges. **54**, 94 (1941). — LANCE, A.: Sur la structure et le fonctionnement du point végétatif de *Vicia faba*. Ann. Sci. natur. Bot. XI. s. **13**, 301 (1952). — LANGE, F.: Vergleichende Untersuchungen über die Blattentwicklung einiger *Solanum*-Chimären und ihrer Elternarten. Planta (Berl.) **3**, 181 (1927). — LOUI, J. v.: Fluoreszenzmikroskopische und zytologische Untersuchungen über die Individualität der Plastiden. Planta (Berl.) **12**, 191 (1931). — MAJUMDAR, G. P.: The organisation of the shoot in *Heracleum* in the light of development. Ann. Bot., N. s. **6**, 49 (1942). — MILLER, H. A., and R. H. WETMORE: Studies in the developmental anatomy of *Phlox drummondi* HOOK. III. The apices of the mature plant. Amer. J. Bot. **33**, 1 (1946). — MILLINGTON, W. F., and J. E. GUNCKEL: Structure and development of the vegetative shoot tip of *Liriodendron tulipifera*. Amer. J. Bot. **37**, 326 (1950). — NÄGELI, C.: Über das Scheitelwachstum der Phanerogamen. Bot. Ztg **36**, 124 (1878). — NOACK, K. L.: Untersuchungen an *Pelargonium „Freak of Nature"* Z. Bot. **23**, 309 (1930). — PLANTEFOL, L.: Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. La notion d'anneau initial. Rev. gén. Bot. **54**, 49 (1947). — POPHAM, R. A., and A. P. CHAN: Zonation in the vegetative stem tip of *Chrysanthemum morifolium* BAILEY. Amer. J. Bot. **37**, 476 (1950). — POTTIER, J.: Contributions à l'étude du développement de la racine, de la tige et de la feuille des phanérogames angiospermes. Les monocotylédones marines méditerranéennes *Ruppia maritima* L., *Cymodocea nodosa (Ucria)* ASCHERSON et *Posidonia oceanica (L.)* DELILE de la famille des Potomogétonacées. Besançon 1934. — RAUH, W., u. H. REZNIK: Histogenetische Untersuchungen an Blüten- und Infloreszenzachsen, Teil I. Die Histogenese becherförmiger Blüten- und Infloreszenzachsen, sowie der Blütenachsen einiger Rosoideen. Sitzgsber. Heidelberg. Akad. Wiss., Math.-naturwiss. Kl. **1951**, 3. Abh. — Histogenetische Untersuchungen an Blüten- und Infloreszenzachsen. II. Die Histogenese der Achsen köpfchenförmiger Infloreszenzen. Beitr. Biol. Pflanz. **29**, 233, (1953). — REEVE, R. M.: Structure and growth of the vegetative shoot apex of *Garrya elliptica* DOUGL. Amer. J. Bot. **29**, 697 (1942). — The „Tunica-Corpus"concept and development of shoot apices in certain Dicotyledons. Amer. J. Bot. **35**, 65 (1948a). — Late embryogeny and histogenesis in *Pisum*. Amer. J. Bot. **35**, 591 (1948b). — RENNER, O.: Die Scheckung der Oenotherenbastarde. Biol. Zbl. **44**, 309 (1924). — Zur Kenntnis der nichtmendelnden Buntheit der Laubblätter. Flora (Jena) **130**, 218 (1936a). — Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter und reingrüner Blätter. Flora (Jena) **130**, 454 (1936b). — RENNER, O., u. M. VOSS: Zur Entwicklungsgeschichte randpanaschierter Formen von *Prunus*, *Pelargonium*, *Veronica*, *Dracaena*. Flora (Jena) **135**, 356 (1942). — RENNER, O., u. Mitarb.: Notizen aus dem Botanischen Garten München-Nymphenburg. Ber. dtsch. bot. Ges. **65**, 296 (1953). — RODIN, R. J.: Seedling morphology of *Welwitschia*. Amer. J. Bot. **40**, 371 (1953). — RÖSLER, P.: Histologische Studien am Vegetationspunkt von

Triticum vulgare. Planta (Berl.) **5**, 28 (1928). — Rouffa, A. S., and J. E. Gunckel: A comparative study of vegetative shoot apices in the Rosaceae. Amer. J. Bot. **38**, 290 (1951). — Rüdiger, W.: Die Vegetationspunkte einiger Monocotylen. Beitr. Biol. Pflanz. **26**, 401 (1939). — Ruhland, W., u. K. Wetzel: Der Nachweis von Chloroplasten in den generativen Zellen von Pollenschläuchen. Ber. dtsch. bot. Ges. **42**, 3 (1924). — Satina, S., A. F. Blakeslee, and A. Avery: Demonstration of the three germ layers in the shoot apex of *Datura* by means of induced polyploidy in periclinal chimeras. Amer. J. Bot. **27**, 895 (1940). — Schmidt, A.: Histologische Studien an phanerogamen Sproßvegetationspunkten. Bot. Archiv **8**, 345 (1924). — Schwarz, W.: Blattentwicklung und Theorie der Periklinalchimären. Planta (Berl.) **3**, 499 (1927). — Seeliger, I.: Studien am Sproßvegetationskegel von *Ephedra fragilis* var. *campylopoda*. Diss. Breslau 1944. Sharman, B. C.: A periclinal division in the „dermatogen" at the tip of the maize growing point. Nature (Lond.) **146**, 778 (1940). — A periclinal division in the „dermatogen" at the growing point of couch grass *Agropyron repens* Beav. Nature (Lond.) **152**, 276 (1943). — Leaf and bud initiation in the Gramineae. Bot. Gaz. **106**, 269 (1945). — Stant, M. Y.: The shoot apex of some Monocotyledons. Ann. Bot., N. s. **16**, 115 (1952). — Sterling, C.: On the shoot apices of *Chlorogalum pomeridianum* (P. C.) Kunth. Madrono **7**, 188 (1944). — Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. I. Structure and growth of the shoot apex. Amer. J. Bot. **32**, 118 (1945). — Organisation of the shoot of *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt. I. Structure of the shoot apex. Amer. J. Bot. **33**, 742 (1946). — Thielke, Ch.: Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und zur Physiologie panaschierter Blätter. Planta (Berl.) **36**, 2 (1948). — Über die Möglichkeiten der Periklinalchimärenbildung bei Gräsern. Planta (Berl.) **39**, 402 (1951). — Wettstein, F. v.: Nachtrag zu C. Correns, Nichtmendelnde Vererbung. In Handbuch der Vererbungslehre, Bd. II H., S. 40ff. Berlin 1937

Dr. Charlotte Thielke,
Pflanzenphysiologisches Institut der Freien Universität, Berlin-Dahlem,
Königin-Luise-Str. 1—3.

Planta, Bd. 44, S. 75—98 (1954).

Aus dem Botanischen Institut der Universität Freiburg i. Br.

BEITRÄGE ZUR CYTOLOGIE DES PHLOEMS.

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER SIEBRÖHRENGLIEDER UND GELEITZELLEN BEI *VICIA FABA* L.

Von

ARMIN RESCH.

Mit 14 Textabbildungen.

(Eingegangen am 23. April 1954.)

I. Einleitung.

Die Anatomie der Pflanze erscheint als ein gut fundiertes und ziemlich abgeschlossenes Gebiet der Botanik; denn die Technik im Mikroskopieren stand schon um die Jahrhundertwende unserer heutigen nicht nach. So stießen beispielsweise die damaligen Plasmodesmenuntersuchungen durch raffinierte Präparationsmethoden in eine Dimension vor, die erst seit wenigen Jahren durch das Elektronenmikroskop allmählich weiter erkundet werden kann. Nicht ganz vollständig ist jedoch das Bild, das die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen aus der Zeit der klassischen Anatomie geben. Das Bestreben, diese Lücke zu schließen, bildet den einen Ausgangspunkt für die Wiederaufnahme anatomischer Forschung, welche neuerdings vor allem in Amerika in großem Umfang betrieben wird. Der zweite Anstoß zur Neubelebung dieser Arbeitsweisen kam aber aus anderen Wissenschaftszweigen, weil dort ganz bestimmte Fragen auftauchten, die erneut entwicklungsgeschichtlich-anatomische Studien erforderten, wobei sie nunmehr durch moderne Auswertungsmethoden verbessert werden können. Vor allem ist es die Entwicklungsphysiologie, aber auch die Physiologie des Stoffumsatzes und die Systematik, welche an der Erneuerung der Anatomie und Entwicklungsgeschichte interessiert sind; zahlreiche Beispiele könnten das erweisen. Auch die Physiologie der Siebröhrenfunktion stützt sich vielfach bei ihren Deutungen auf anatomische oder cytologische Gegebenheiten. Dabei nimmt die Frage nach dem Zellkern der Siebröhren einen nicht geringen Raum ein.

Bereits aus den letzten Jahrzehnten des vorigen Jahrhunderts liegen viele Beobachtungen über die Kernlosigkeit der tätigen Siebröhren vor (DE BARY 1877; WILHELM 1880; JANCZEWSKI 1881; E. SCHMIDT 1882; STRASBURGER 1882, 1891; A. FISCHER 1886; ZACHARIAS 1895 u. a.), wobei als Objekte insbesondere *Cucurbita*, *Vitis*, *Victoria* und *Zea mays* verwendet wurden. Andere Autoren waren unsicher und fanden bei den gleichen Objekten Siebröhren mit Kernen, aber auch ohne solche (GUIGNARD 1881; LECOMTE 1889; MOLLIARD 1897). Erst neuerdings bestritt E. W. SCHMIDT (1913 und 1917) die Kernlosigkeit und fand damit mehr Anklang als seine Vorgänger. Dementsprechend ist in der letzten Auflage der

Pflanzenkaryologie von TISCHLER (1934) die Annahme von der kernlosen Siebröhre als Irrtum hingestellt. Das ist gewiß begreiflich, denn die Vorstellung von einer plasmahaltigen hochspezialisierten Zelle, die zugleich kernlos sein soll, ist in einer Zeit, in welcher die zentrale Bedeutung des Kernes für das Zellgeschehen sich ständig verdeutlicht, nur schwer annehmbar. Indessen häuften sich die Angaben über den Kernverlust in reifenden Siebröhren mehr und mehr (HUNZIKER 1920, ARTSCHWAGER 1924, BARKLEY 1927, NÉMEC 1930 u. a.). Differenzen in den Angaben bestanden nur über den Zeitpunkt der Auflösung. Zuletzt haben CRAFTS (1934, 1939), ESAU (1934—1948), HUBER und ROUSCHAL (1938) und ROUSCHAL (1941) die Kernlosigkeit der funktionstüchtigen Siebröhren bestätigt. Auch die Siebzellen der *Gymnospermen*, die sich mit den Siebröhren wie Tracheiden mit den Tracheen vergleichen lassen, sind ja ohne Kerne (ABBE und CRAFTS 1939), ebenso wie die Siebzellen der *Kryptogamen* (JANCZEWSKI 1881) und sogar wie die Siebröhren der *Laminariaceae* (WILL 1884). Eine ausführliche Zusammenstellung der Literatur ist in den vortrefflichen Referaten über das Phloem von KATHERINE ESAU (1939, 1950) gegeben. Demgemäß charakterisiert sich die gegenwärtige Anschauung von der *Cytologie der Siebröhren* folgendermaßen: Der funktionstüchtige Zustand ist durch Kernlosigkeit gekennzeichnet. Die noch kernhaltigen Entwicklungsstadien werden schnell durchlaufen, die Siebröhren sind die längste Zeit ihrer Existenz ohne Kern; trotzdem ist der Siebröhreninhalt als Protoplast zu bezeichnen (ESAU 1950). Das Plasma indessen befindet sich in einem Sonderzustand; es ist überempfindlich gegen äußere Einflüsse, sehr verwässert, lipoidarm (ROUSCHAL 1941) und die Existenz des Tonoplasten ist fraglich. Die Siebröhren vermögen in diesem Zustand variabel Callose auf den Siebplatten abzulagern und deren Poren gegen Ende der Funktionsdauer vollständig zu verschließen. In manchen Fällen werden die dicken Callosebeläge des Winters wieder aufgelöst und die Siebröhren können ihre Funktion zu Beginn der Vegetationsperiode für einige Zeit in vollem Umfang wieder aufnehmen (sog. Spät- oder Übergangssiebröhren bei *Tilia* und *Vitis*; HUBER 1939, ESAU 1948).

Es drängt sich also die Frage auf, wie die Funktion der Siebröhren im kernlosen Zustand möglich ist, insbesondere wie die Calloseablagerungen und die Neuaktivierung ohne Kern vonstatten gehen können. Bekanntlich wird ja auch in obliterierenden Siebröhren die Callose abgebaut; denn ein Verschluß der Röhren ist dann nicht mehr notwendig. STRASBURGER schreibt bereits 1901 das folgende darüber (S. 554): „Der protoplasmatische Inhalt erschöpft sich schließlich in Callusbildung. Alle Callussubstanz wird dann in dem toten Siebröhrenglied aufgelöst und aus ihm fortgeführt. Diese Auflösung der Callussubstanz kann aber schlechterdings nur unter dem Einfluß der umgebenden lebenden Zellen sich vollziehen". Damit scheint ein entscheidender Hinweis gegeben zu sein, daß die Siebröhren diese enormen Leistungen des Zellstoffwechsels nur in Abhängigkeit von benachbarten Zellen bewerkstelligen können. Sie bilden mit diesen Zellen ein Kollektiv, das sehr viel enger zusammenwirkt als sonst die Zellen eines Gewebeverbandes. Die Steuerung einer derartigen Gemeinschaft zwischen kernlosen und kernhaltigen Zellen liegt sehr wahrscheinlich bei den letzteren, den „*Hilfszellen*". Es ist nun die Frage, welche der Zellen des Siebteils diese Rolle übernommen haben. Grundsätzlich können alle an die Siebröhren angrenzenden Zellen diese

Hilfsfunktion ausführen; es scheinen aber doch die *Geleitzellen* dabei besonders herausgehoben zu sein.

Bei den meisten Angiospermen sind sie obligatorisch (in Ein- bis Mehrzahl) den Siebröhrengliedern beigegeben, plasmareich, mit nur geringer oder fehlender Vacuolisierung, und zeigen einen großen Zellkern. In der Zellwand zwischen Siebröhre und Geleitzelle sind oft viele auffallend breite Tüpfel vorhanden; fehlen diese, so sind doch wenigstens Einzelplasmodesmen in reicher Anzahl erkennbar (Strasburger 1891; Kuhla 1900; Crafts 1934; Livingstone 1935; Esau 1938 u. a.). Gewisse Anhaltspunkte für die Funktion ergeben sich wenigstens für das spezielle System der Geleitzellen in den Siebteilen der Blattnerven; man kann ihnen hier eine Art Drüsenmechanismus zuschreiben (Phillis und Mason 1933; Näheres siehe Bauer 1953).

In der vorliegenden Arbeit soll das Kernverhalten während der Siebröhrenentwicklung dargestellt werden. Dabei zeigt sich, daß die für karyologische Untersuchungen so vielfältig bewährte Methode der Herstellung von Quetschpräparaten in Essigsäure-Carmin zu einem wichtigen, aber bisher noch wenig verwendeten Instrument anatomisch-entwicklungsgeschichtlicher Forschung werden kann. Die bei diesem Verfahren angewendete Maceration läßt Zusammenhänge zwischen Zellen sehen, die sonst nicht so leicht erkannt werden können. Ein solcher Zusammenhalt markiert nämlich die Siebröhrenglieder und ihre Geleitzellen und fordert zur Beschreibung der *gemeinsamen* Entwicklung geradezu heraus. Es ist dadurch möglich, einen ontogenetischen Vorgang so darzustellen, wie er durch Schnittpräparate niemals erläutert werden kann. Die Erkennung auch der übrigen Zellbestandteile ist nicht gestört, und es wird angenommen, daß bei Kombination dieser Methode mit anderen Fixier- und Färbemitteln noch weitere cytologische Einzelheiten herausgeholt werden können.

II. Material und Methode.

Die Untersuchungen wurden an Freilandpflanzen von *Vicia faba* (Francks Hohenloher Ackerbohne 4/10/5) durchgeführt. Ein Teil der Beobachtungen ist an dem Phloem des *Funiculus* des jungen Samens gemacht worden. Die Größe der Samen lag zwischen 2 und 5 mm Länge. Sie waren also schon ziemlich herangewachsen, hatten aber noch nicht die endgültige Länge von durchschnittlich 15 mm erreicht. Der leicht abtrennbare Funiculus wurde nach Fixierung in *Alkohol-Eisessig* 2:1 in *Essigcarmin* 0,5% (0,5 g *Carmin* auf 100 cm^3 50%iger Essigsäure) gefärbt, auf dem Objektträger durch leichtes Kochen maceriert und anschließend gequetscht. Auch die Nerven aus den *Kotyledonen* des heranwachsenden Samens wurden zur Untersuchung herangezogen, doch waren die Präparate nicht so gut wie die vom Funiculus. Bessere Ergebnisse wurden mit *Stengelteilen* aus der *Streckungs-* und Differenzierungszone erzielt, da hier wie erwartet alle Stadien der Siebröhren- und Geleitzellenentwicklung vorlagen. Dazu wurden von Hand nicht zu dünne Längsschnitte hergestellt und sofort in Flemming-Heitz fixiert. Fixierdauer 10—24 Std, Aufbewahrung in 70%igem Alkohol (1—2 Monate). Dann wie oben mit Essigcarmin gefärbt und gequetscht (Kombination von Flemmingfixierung und Essigcarminfärbung nach Heitz). Die leichte Macerierung in Flemming und die Härtung der

Zellen im Alkohol gibt dann zusammen mit der EC-Quetschmethode die besten Präparate. Fixierung in Alkohol-Eisessig wie beim Funiculus lieferte ebenfalls recht brauchbare Resultate.

Die untersuchten Stengelteile stammten aus einer Freiland-Selbstaussaat der Aufzucht 1952, von der die Samenuntersuchungen waren. Im sehr milden Herbst waren die normal und kräftig erscheinenden Pflanzen bis auf 50 cm Höhe herangewachsen. Im folgenden Frühjahr wurde an einer neuen Aufzucht bei etwa ebenso großen Pflanzen Kontrolluntersuchungen gemacht; sie lieferten keine anderen Ergebnisse. Aus technischen Gründen war es leider nicht möglich, die Siebröhren über die ganze Vegetationsperiode hin zu studieren. So ist es denkbar, daß bestimmte Besonderheiten der älteren Siebteile der Sproßachse der Nachprüfung entgangen sind.

Mikroskop: Stativ W von *C. Zeiss*-Oberkochen mit Phasenkontrast- und Polarisationseinrichtung. Mikrophoto: Leica Aufsatz MIKAS 1/3×; Agepe-Dokumentenfilm.

III. Ergebnisse.

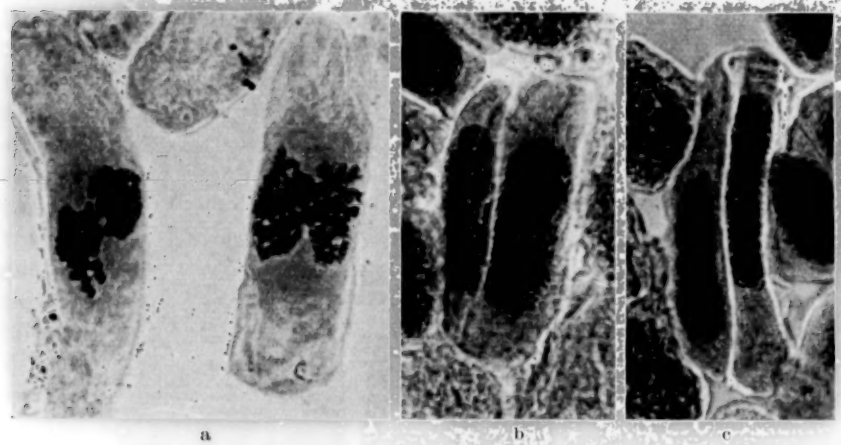
1. Die gemeinsame Entwicklung von Siebröhrenglied und Geleitzelle.

Die Geleitzellen der Angiospermen werden durch eine Längsteilung aus der Siebröhren-Mutterzelle abgetrennt, wobei durch die bogenförmige neue Zellwand eine größere Zelle (das *Siebröhrenglied* oder *Siebelement*) und eine kleinere Zelle von Spindelform entstehen. Oft wird die kleinere, beiderseits spitz zulaufende Zelle direkt zur einzigen Geleitzelle oder erst nach ein oder mehreren Querteilungen zu zwei oder mehreren Geleitzellen für jenes Siebröhrenglied. Bei den untersuchten Organen von *Vicia faba* ist die Abtrennung einer einzigen Geleitzelle am häufigsten. Nicht selten werden aber zwei Geleitzellen je Siebelement und auch die Abtrennung einer weiteren Geleitzelle auf der anderen Flanke gefunden. Die Entwicklung wird nur für den ersten Fall dargestellt, und die Abweichungen werden zu Ende dieses Kapitels besprochen.

Die Längsteilung der Siebröhren-Mutterzelle ergibt zwei Zellen, die in ihrer endgültigen Ausgestaltung des Protoplasten und der Zellmembran sowie in ihrer Funktion völlig different sind. Die Zellteilung der Siebröhren-Mutterzelle ist daher als inäqual zu bezeichnen (BÜNNING und SAGROMSKY 1948). Im folgenden werden die morphologischen Anzeichen der Inäqualität der beiden Zellen von der Teilung bis zum fertigen Zustand beschrieben. Mit der hier verwendeten Quetschtechnik sind nämlich nicht nur die jungen Tochterzellen gemeinsam darzustellen, auch die ältesten Stadien zeigen die ontogenetische Einheit der Siebröhrenglieder und Geleitzellen, die auch in gewaltsam behandelten Präparaten eng miteinander verbunden bleiben (Abb. 4a).

Die ersten Stadien der inäqualen Zellteilung sind schwer aufzufinden, da sie sich nicht sicher von der Teilung der Cambiumzellen unterscheiden lassen. Sie haben ebenfalls die für Cambiumzellen typische schräge Lage der Anaphasenfigur (Abb. 1a). Die beiden Telophasenkerne zeigen einen geringen Größenunterschied (Abb. 1a rechts) mit dichterem Plasma in der Umgebung beider Kerne. Erst nach der Zellwandbildung können die Tochterzellen der inäqualen Teilung mit Sicherheit identifiziert werden (Abb. 1b, Abb. 3/I). Der Kern der Geleitzelle ist entsprechend dem Zellgrößenunterschied merklich kleiner. Aber ein Plasmadichte- und Kernkondensationsunterschied, wie er sonst im Zuge einer inäqualen Teilung zustande kommt, ist nicht festzustellen.

Die Differenzierung beginnt mit einem Längenwachstum der beiden Zellen, das auch die Kerne mitmachen. Erst danach tritt ein Unterschied in der Plasmadichte auf, sichtbar durch intensivere Färbung des Geleitzellenplasmas (Abb. 1c, 3/II). Im Verlauf der weiteren Zellstreckung und Differenzierung ist auch der Kern der Geleitzelle stärker gefärbt, zuletzt so stark, daß er ganz dicht von Chromonema erfüllt erscheint, während der Kern des Siebelementes noch ebenso gefärbt ist wie die Kerne der umgebenden Parenchymzellen (Abb. 2a, 3/III). Auch der



a b c

Abb. 1a—c. Differenzierung von Siebröhrenglied und Geleitzelle (links in b und c) nach der inäqualen Zellteilung (s. Text). a Stengelspitze, Flemming, b und c Kotyledonen, Alkohol-Eisessig. Ca. 600:1.

Unterschied in der Plasmaanfärbung ist sehr viel deutlicher geworden, und an den Querwänden der Siebröhrenglieder sind schon die Tüpfel erkennbar, die dann später zu Siebporen umgewandelt werden. An der gemeinsamen Längswand, die beträchtlich verdickt ist, sind ebenfalls zahlreiche Tüpfel ausgebildet, während die gegenüberliegende Wand diese Ausbildung nicht zeigt. Im Verlauf der weiteren Differenzierung erfolgt in dem Siebelement die Kernauflösung, die durch ein blasses und fleckiges Aussehen dieses Kernes eingeleitet wird (Abb. 2b, 3/IV). Während der Kernauflösung sind Plasmastränge im Zellraum, besonders in der Nähe der Querwände zu sehen. Gegen Ende und nach der Kernauflösung wird das Plasma des Siebelementes so dünn, daß dieses wie leer erscheint (Abb. 2c, 3/V). Das Plasma der Geleitzelle dagegen ist noch gleich stark ausgebildet, ebenso wie der Geleitzellenkern in seiner Überfärbung nur unwesentlich verändert ist. In diesem Stadium sind die Poren der Siebplatten durchbrochen, und damit ist der Beginn der Stoffleitungsfunktion durchaus möglich. Bis auf die Zellstreckung ist die Differenzierung damit abgeschlossen; in diesem kernlosen Zustand

strecken sich die Siebröhrenglieder noch weiter bis zu ihrer endgültigen Länge (Abb. 2d, 3/VI). Der enge Zusammenhang zwischen Siebröhren-

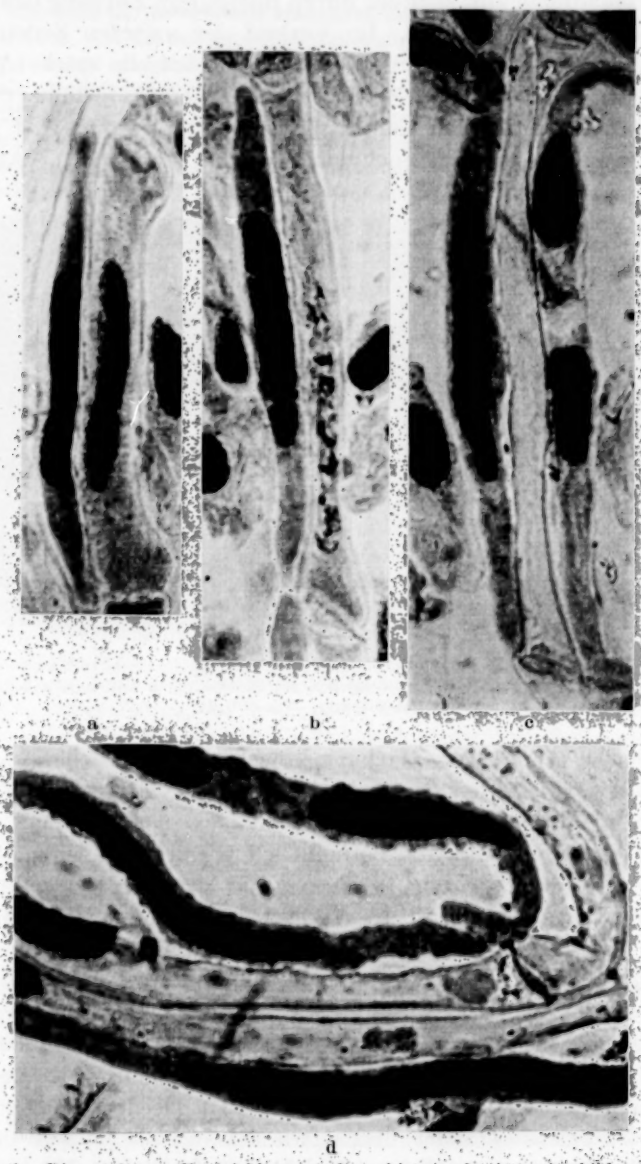


Abb. 2a—d. Die weiteren Entwicklungsstadien bis zur fertigen Ausbildung des Siebröhrengliedes und seiner Geleitzelle (s. Text). Funiculus, Alkohol-Eisessig. 700 : 1.

glied und Geleitzelle bleibt bewahrt; ist aber einmal die Tüpfel- bzw. Plasmodesmenverbindung teilweise durch zu starken Druck auf das

Deckglas gelöst, dann zeigen sich zahlreiche Plasmazapfen an den Tüpfelstellen (Abb. 2d unten). Auch die Einzelglieder der Siebröhren — außer in den ganz jungen Stadien — hängen in langen Ketten zusammen, die man auf große Strecken verfolgen kann (Abb. 9, 10). Sie sind flankiert von Geleitzellen, die aber keine ununterbrochene Reihe bilden, da sie im Streckungswachstum etwas zurückbleiben und dadurch nicht ganz die Länge der Siebröhrenglieder haben (Abb. 3/III bis VI). Außerdem sind sie einmal auf der einen, dann wieder auf der anderen Seite der Siebröhre abgetrennt. Die Geleitzellen liegen also nicht in einer geraden Reihe, sondern in zerstreuter Anordnung den Siebröhren an.

Wie schon oben erwähnt, gibt es Modifikationen des bisher beschriebenen Geleitzellentypes. Die erste Abwandlung ist nichts besonderes: die von der Siebröhrenmutterzelle abgetrennte spindelförmige Zelle teilt sich noch einmal quer, wodurch zwei Geleitzellen auf ein Siebröhrenglied kommen. Die Querwandbildung erfolgt meist in der Mitte; nur ausnahmsweise werden zwei ungleichlange Zellen gebildet (Abb. 4b). Dieser Unterteilung ist aber nicht mehr Gewicht beizulegen als der manchmal auftretenden Fächerung von Sklerenchymfasern. Jedenfalls ist funktionell sicher kein Unterschied zwischen beiden Typen der Geleitzellenbildung. Wir wollen im folgenden die „normale" Ausbildung mit einer Zelle je Siebelement als „*Einer-Geleitzelle*" und die Modifikation mit zwei Zellen je Siebelement als „*Zweier-Geleitzelle*" bezeichnen.

Die andere schon angedeutete Veränderung in der Geleitzellenbildung ist aber auffallender und verdient Beachtung. Ein Teil der Siebelemente zeigt *beiderseits Geleitzellen*, entweder mit zwei nicht unterteilten Einer-Geleitzellen (Abb. 9b) oder mit einer Zweier-Geleitzelle und einer normalen, langen Geleitzelle je Siebröhrenglied (Abb. 2c). Im letzteren Fall würde man mit Wilhelm (1880) die beiden rechts liegenden Zellen als die Geleitzellen und die eine links flankierende als die *Cambiformzelle* ansprechen. Diese Bezeichnung leitet sich von der Zellgestalt ab. Geleitzellen unterscheiden sich von den Cambiformzellen durch ihr engeres Lumen, dichteres Plasma und größeren Kern. Außerdem fällt die Tüpfelung zu den Geleitzellen sehr viel stärker aus, als in der Wand zwischen Siebelement und Cambiformzelle (Wilhelm 1880, Haberlandt 1924). In Abb. 2c ist aber leicht zu sehen, daß zu der — nach der Zellgestalt — als „cambiform" zu bezeichnenden Zelle sehr viel mehr Tüpfel in der stark lichtbrechenden, viel dickeren linken Wand sind. Auch das Plasma dieser Zelle ist sehr viel stärker gefärbt als in den „Geleitzellen" rechts. Ähnlich ist bei den Gruppierungen mit zwei langen „cambiformen" Zellen immer die eine Seitenzelle durch stärkere Färbung des Plasmas und auch des Kernes sowie durch größeres Lumen, größeren Kern und auffallend ausgebildete Längswand zwischen dieser Zelle und dem Siebröhrenglied hervorgehoben

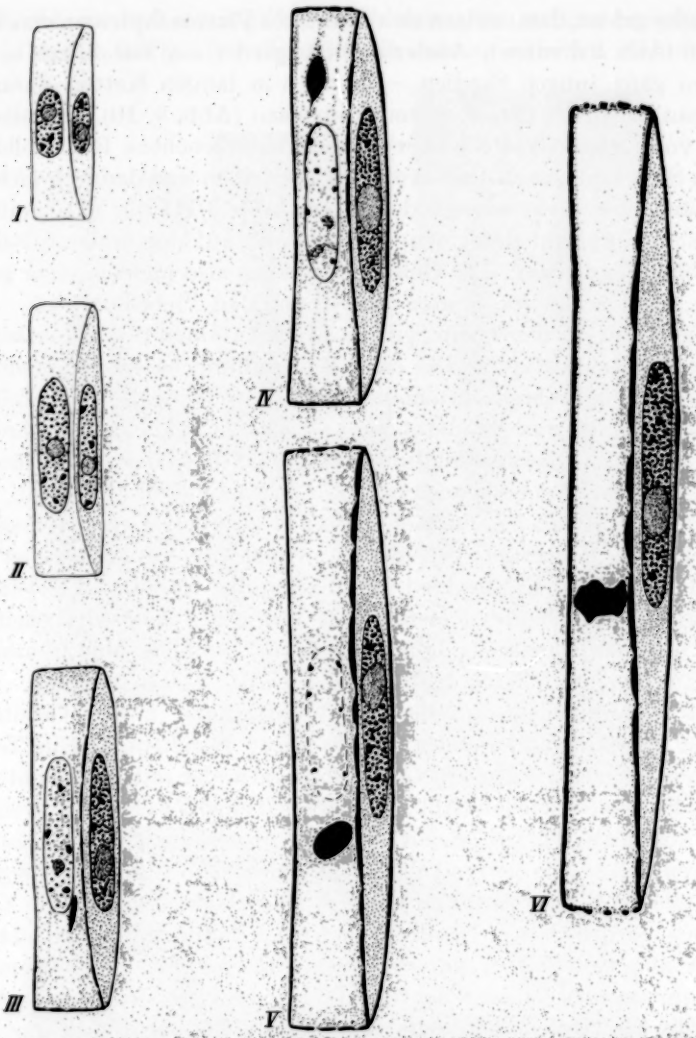


Abb. 31—VI. Halbschematische Darstellung der Entwicklung eines Siebröhrengliedes mit zugehöriger Geleitzelle. Stad. I. Verschiedene Form und Größe der Zellen und Kerne. Sonst keine morphologischen Unterschiede. Stad. II. Beginn des Zell- und Kernwachstums, Plasmaunterschied. Stad. III. Plasmaunterschied stärker. Ansammlung an den Polen des Siebröhrengliedes. Kern der Geleitzelle hyperchromatisch. Tüpfel an den Quer- und Längswänden, „Schleimkörper"bildung beginnt. (Geringe Doppelbrechung der Zellulosewand des Siebröhrengliedes.) Stad. IV. Plasmaunterschied sehr auffallend. Im Siebröhrenglied Vacuolisierung und Plasmastränge. Beginnende Auflösung des Kernes des Siebröhrengliedes. Geleitzellenkern heranwachsend. „Schleimkörper" vergrößert. (Doppelbrechung stärker, an den Zellenden noch wie unter III.) Stad. V. Kern des Siebröhrengliedes fast ganz aufgelöst. Teilweise Perforation der Siebplatte. „Schleimkörper" oval bis kugelig. Geleitzelle unverändert. (Doppelbrechung sehr stark, aber noch nicht gleichmäßig über die ganze Wand.) Stad. VI. Endgültige Ausdifferenzierung und Streckung. Plasma in dem Siebröhrenglied nur als dünner Wandbelag. Der Kern vollkommen aufgelöst. Die Siebporen vollständig durchbrochen. „Schleimkörper" sehr groß und gelappt. (Doppelbrechung über die ganze Zellwand gleichstark, Schraubenstruktur.) *Anmerkung:* Der dargestellte Längenzuwachs entspricht nur den Verhältnissen in der Streckungszone der Sproßachse.

(Abb. 9b, 14). Es ist gut möglich, daß beide Flankenzellen die Funktion „Geleitzelle" haben, aber eine der beiden besitzt die Kennzeichen in verstärktem Maße. Die andere Flankenzelle gleicht durch normal gefärbten Kern und helles Plasma mehr oder weniger den Siebparenchymzellen. Die aktivere, die „*Haupt-Geleitzelle*" kann aber auch unterteilt

a b

Abb. 4a u. b. a Zusammengesetztes Übersichtsbild aus einem Quetschpräparat (s. Text). Stengelspitze, Flemming. 380:1. b Siebröhrenglied mit asymmetrischer Zweier-Geleitzelle und Bastparenchymzellen. Der „Schleimkörper" liegt dem Kern in einer Einbuchtung an. Stengelspitze, Flemming. Phako 600:1.

und die Einer-Geleitzelle die untergeordnete sein, umgekehrt wie in Abb. 2c, also in der von WILHELM beschriebenen Ausführung; es sind alle Variationsmöglichkeiten gegeben.

Es ist noch zu berichten, wie eine solche zweite Flankenzelle entsteht. Sie wird wie die erste durch eine bogenförmige Zellabtrennung aus dem Siebröhrenglied abgegliedert. In den frühen Stadien der Entwicklung (Abb. 3/I) teilt sich der Kern der Siebröhren-Mutterzelle ein zweites Mal, also gleich nach der ersten Teilung. Es kann aber schlecht festgestellt werden, ob die erste oder die zweite abgetrennte Flankenzelle die Haupt-Geleitzelle wird.

Die Ausbildung einer zweiten Geleitzelle müßte sich auch im Querschnitt durch den Siebteil zeigen. Tatsächlich finden sich in der Sproßachse entsprechende

anatomische Bilder. Sowohl die einzeln liegenden, aus dem Procambium entstehenden extrafasciculären, als auch die aus dem Cambium hervorgehenden Siebröhren haben zum Teil zwei einander gegenüberliegende Geleitzellen. Besonders bei den vom Cambium nach außen abgeschiedenen radialen Zellreihen des Siebteils ist die Abtrennung zweier Flankenzellen aus einer Siebröhren-Mutterzelle leicht zu erkennen.

Abb. 5. Siebröhrenglied mit Zweier-Geleitzelle (links) und Übergangszelle (rechts). Starke Tüpfelung beider Längswände. Nervenendigung aus jungem Nebenblatt. Flemming. 500:1.

Die Siebteile aus den Nerven der *Nebenblätter* wurden einer kurzen Prüfung unterzogen. In den feineren Gefäßbündelendigungen mit meist nur einer Siebröhre ist diese nur schwer aufzufinden, da sie sehr schmal ist, die Geleitzellen dagegen mächtig entwickelt sind, also gerade umgekehrt wie im Stengel, was schon von A. FISCHER (1885b) beschrieben wurde. Aber die protoplasmatische Differenzierung ist die gleiche wie im Siebteil des Stengels und des Funiculus. Das erschwert die Auffindung der leer erscheinenden dünnen Siebröhre der Blattnervenendigung (Abb. 5). Sie ist eigentlich nur durch die Siebplatten und die Tüpfel der Längswände kenntlich. Die Tüpfelung ist aber auffallenderweise an beiden Seitenwänden gleichstark. An der linken Flanke liegt gut zu erkennen eine Zweier-Geleitzelle. Aber auf der anderen Seite ist nicht eine Einer-Geleitzelle beigegeben, wie es zunächst den Eindruck erweckt. Diese Zelle schließt nämlich nicht mit den Querwänden der Siebröhre ab, ist also nicht aus der Siebröhrenmutterzelle hervorgegangen. Es ist eine der sog. *Übergangszellen* (A. FISCHER 1885b), d. h. Übergangszellen zum Begleitparenchym der Nerven, denen mindestens die gleiche Bedeutung wie den Geleitzellen für den Assimilat-Transport zukommt (BAUER 1953). Die Anfärbung des Kernes und des Plasmas entspricht der in den Geleitzellen; es ist in dieser Beziehung kein Unterschied wie zwischen den Flankenzellen der Stengelsiebröhren. Auch die beidseitig gleiche Tüpfelausbildung gibt eine zellmorphologische Bestätigung der physiologisch nachweisbaren Sonderstellung der Übergangszellen.

Es ist bis jetzt die enge Korrelation zwischen Siebröhrenglied und Geleitzelle in der Entwicklungsgeschichte dargestellt worden. Sie durchlaufen einander entsprechende Stadien der Differenzierung und bilden eine *feste entwicklungsgeschichtliche Einheit*, die auch später nicht aufgegeben wird und sehr wahrscheinlich mit der physiologischen Aufgabe der Geleitzellen zusammenhängt.

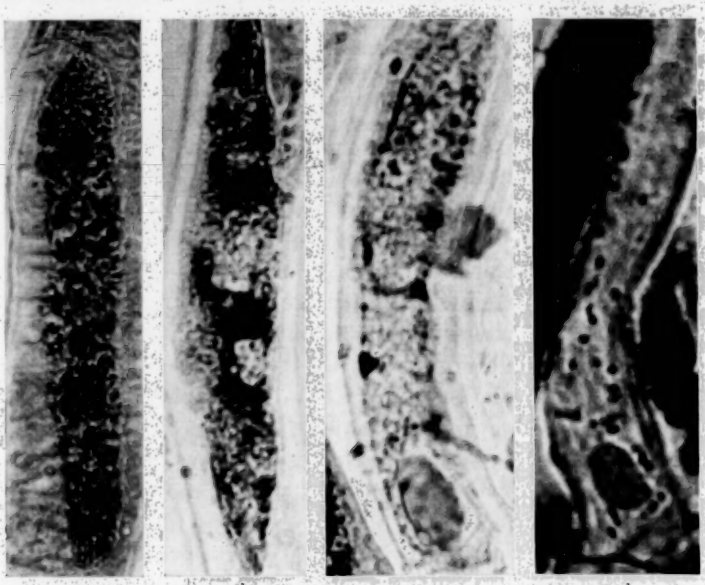
2. Karyologie des Siebröhrengliedes und seiner Geleitzelle.

Wie wir schon angedeutet haben, ist das Verhalten der Kerne in Siebröhrenglied und Geleitzelle grundverschieden. Aus anfänglich gleich aussehenden Telophasekernen (Tochterkernen) entwickelt sich in der Geleitzelle ein überaus stark färbbarer Kern, der jedenfalls in der Zeit der Haupttätigkeit des Siebröhrenapparates dieses hyperchromatische Aussehen beibehält. Solche Kernüberfärbungen deuten besondere Leistungen der betreffenden Zellen an. So sind auch die Kerne der von der Spaltöffnungsmutterzelle abgetrennten Spezialmutterzelle durch starke Färbbarkeit ausgezeichnet (Bünning und Biegert 1953, Resch 1952). Jedoch handelt es sich dabei um eine Zusammenballung des chromatischen Materials, die diese starke Färbbarkeit und das dichte Aussehen bewirkt. Beim Geleitzellenkern aber stellt sich die Hyperchromasie erst mit dem Wachstum des Kernes ein. So könnte eine stark vermehrte Chromonemenzahl, also endomitotische Polyploidie vorliegen, d. h. die Packung der Chromonemen wird trotz vermehrten Kernraumes dichter. Die hypertrophe Struktur dieses Kernes wird noch unterstrichen durch den stark vergrößerten Nucleolus (Abb. 7, 8c).

Der Kern des Siebelementes zeigt nur zu Anfang der Entwicklung unveränderte Struktur (Abb. 1b, 3/I). Während der Gestaltumwandlung und Verlängerung der ovalen jungen Tochterkerne zu spindel- oder wurstförmig gestreckten Kernen ist der einzige Unterschied der, daß der Siebelementkern meist etwas größer ist. Dieser Vorsprung im Kernwachstum wird aber bald vom Kern der Geleitzelle eingeholt, der dann in den letzten Stadien, in denen der Kern des Siebelementes noch nachzuweisen ist, sogar noch größer als jener wird (Abb. 7). Man könnte erwarten, daß der Kern der jungen Geleitzelle deswegen kleiner ist, weil er kondensiertes Chromatin besitzt ähnlich wie sonst nach inäqualen Teilungen der Kern in der kleineren Zelle kompakter erscheint. Aber von der Telophase bis zum Auftreten von Unterschieden in der Plasmadichte ist die Struktur der beiden Kerne gleichartig ausgebildet (Abb. 1c, 3/II). Erst nach Auftreten der Hyperchromasie des Geleitzellenkernes beginnt sich der Kern des Siebröhrengliedes zu verändern. Die euchromatische Grundstruktur wird heller und gröber, wodurch die bei *Vicia faba* nicht so auffälligen Chromozentren deutlicher werden (Abb. 6a, 3/III), bis schließlich das Aussehen des Kernes sich stark dem heterochromatischen Kerntyp (Chromozentrenkern) nähert (Abb. 6c, 3/V). Manche Siebröhrenkerne erscheinen während der Auflösung durch mehr oder weniger kompakte Verdichtungen des chromatischen Materials gefleckt (Abb. 2b, 6b). Die Kernmembran bleibt sehr lange erhalten und umhüllt die zuletzt alleine übrigbleibenden Körperchen, die möglicherweise die Chromozentren sind (Abb. 6d, 3/V). Schließlich verschwindet aber alles Kernmaterial in dem nun leer erscheinenden reifen Siebröhrenglied (Abb. 2c, 3/VI). Eine solche Kernauflösung mit langer Erhaltung der Kernwand ist als *Chromatolyse* zu bezeichnen (Tischler 1934). In einzelnen wenigen Siebröhrengliedern waren sehr feinkörnige Reste von Kernmaterial vorhanden; die Kernform war aber dann nicht wie bei den „Chromozentrenkernen" erhalten.

Chromatolyse bei der Entwicklung von Gefäßen und Tracheiden wurde mehrfach beschrieben (STRASBURGER 1882, ZACHARIAS 1895, LENOIR 1926, LUEHR 1928 u. a.) und auch bei Siebröhren von *Euphorbiaceen* und *Sagittaria* (NĚMEC 1910). KIEHN (1917) glaubt, daß bei *Galtonia*-Siebröhren der Kern nur chromatinarm, aber sonst erhalten sei, also nur eine beschränkte Chromatolyse stattfinde.

Der Nucleolus des Siebröhrenkernes ist nur in den frühen Stadien der Chromatolyse nachzuweisen (Abb. 3/III). In älteren Stadien wird er sehr klein und ist nur schwer aufzufinden. (Der Einschluß im Kern



a b c d

Abb. 6a—d. Fortschreitende Chromatolyse des Zellkernes eines Siebröhrengliedes. a Stengelspitze, Flemming. b—d Funiculus, Alkohol-Eisessig. 1500:1.

Abb. 6c unten ist der sog. „Schleimkörper".) Der Nucleolus bleibt nach der Kernauflösung nicht übrig. Nur in zwei Siebröhrengliedern waren Reste zu beobachten, die möglicherweise Nucleolenmaterial sein könnten. Aber die sog. Ausstoßung (Extrusion) des Nucleolus, wie sie von ESAU (1947) für *Rubus* u. a. angegeben wird, konnte bei *Vicia faba* nicht festgestellt werden.

In einigen Präparaten der Stengeluntersuchungen hatten die Nucleolen der Kerne der Siebröhrenglieder und teilweise auch der Geleitzellen kristallartige Einschlüsse; von sehr kleinen bis zu großen, stark lichtbrechenden unregelmäßigen Körpern waren alle Übergänge vorhanden (Abb. 8a—c). Solche *Nucleolarkristalle* sind des öfteren erwähnt, auch bei Leguminosen. TISCHLER (1934) hält sie aber für Artefakte.

Wir konnten feststellen, daß in den Siebröhrengliedern von *Vicia faba* der Kern vollständig aufgelöst wird und sich damit auch für dieses Objekt die Annahme von der Kernlosigkeit der tätigen Siebröhre

bestätigt. Der Vorgang selbst ist als *Chromatolyse* zu charakterisieren. In der Geleitzelle sind die starke Hyperchromasie und der vergrößerte Nucleolus des Kernes auffallend.

3. Besonderheiten des übrigen protoplasmatischen Inhaltes.

Die Anfärbungsunterschiede zwischen Siebröhren und Geleitzellenplasma sind bereits beschrieben. Es sei nur noch betont, daß in den Geleitzellen das Plasma trotz der Streckung dunkler gefärbt erscheint als im Ausgangszustand. Diese Tatsache wie auch die fehlende oder nur geringe Vacuolisierung lassen darauf schließen, daß starke Plasmaneubildung stattfindet, was auch durch den vergrößerten Nucleolus angedeutet wird. Demgegenüber wird das Siebröhrenglied mit zunehmender Differenzierung relativ plasmaärmer, und es ist fraglich, ob dort überhaupt nennenswerte Plasmasynthese stattfindet. In noch nicht ausdifferenzierten Gliedern sind durch den Zellraum laufende Plasmastränge vorhanden (Abb. 2b in der Nähe der Siebplatte, Abb. 9b zwischen Kern und oberer Siebplatte), wie sie CRAFTS (1939) auch in reifen Siebröhren von *Nicotiana* fand. In den reifen Siebröhren ist lediglich ein dünner Plasmawandbelag nachzuweisen. Während der Entwicklung des Siebröhrengliedes ist das Plasma in der Nähe der beiden Querwände, der künftigen Siebplatten, verdichtet (Abb. 2a, b, 9b), eine Erscheinung, die mit der spezialisierten Membranbildung an dieser Stelle zusammenhängt. In den reifen Siebröhren sind solche Ansammlungen nicht zu sehen.

In jungen Siebelementen bilden sich bei allen daraufhin untersuchten Pflanzen sog. *Schleimkörper* bzw. *Schleimtropfen*. Im allgemeinen werden diese oft in Mehrzahl auftauchenden distinkten Gebilde im Siebröhrensaft gelöst. Nur bei den *Leguminosen* bleibt der in Einzahl entstehende Schleimkörper erhalten (STRASBURGER 1891, STARITZ 1893, MRACEK 1910, BAILEY 1923, ROUSCHAL 1941, SALMON 1946). Er entsteht im Plasmabelag als spindelförmiger Körper und ist später in der Mitte

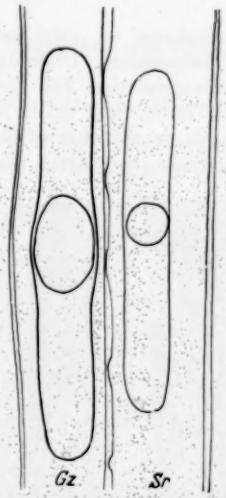


Abb. 7. Ausschnitt aus Siebröhrenglied (*Sr*) und Geleitzelle (*Gz*) mit den Kernen. Umrißskizze zum Größenvergleich der Kerne und Nucleolen. Etwa 1000:1.

Abb. 8a—c. „Schleimkörper" und Nucleolarkristalle. a Teil eines Siebröhrengliedes, deutlicher Unterschied zwischen „Schleimkörper" mit Plasmahof und kristallführendem Nucleolus des Kernes. b Isolierter Nucleolus mit großem Kristall. c Geleitzellenkern mit Nucleolarkristall. Stengelspitze, Flemming. 1600:1.

des Zellraumes an zwei oder mehreren Fäden, die zu den beiden Siebplatten laufen, aufgehängt. Über die chemische Natur ist bekannt, daß er mit MILLONschem Reagens und Jod typische Eiweißreaktionen zeigt (STRASBURGER 1891, MRACEK 1910), und auch ROUSCHAL (1941) möchte ihn eher „Eiweißkörper" nennen, da er mit den pflanzlichen Schleimen nichts gemein hätte. ESAU (1950) berichtet eine eiweißartige Natur, hält aber vorläufig an dem Ausdruck „Schleimkörper" fest, bis eine genauere Angabe die wirkliche chemische Beschaffenheit aufdeckt.

a b

Abb. 9a u. b. a Teilstück einer Siebröhre aus 5 Einzelgliedern bestehend. Diese mit Einer- und Zweier-Geleitzellen, sowie Bastparenchym (runde Kerne!).b Daraus das zweitunterste Siebröhrenglied stärker vergrößert mit deformiertem (verlagerten) „Schleimkörper" über der Plasmaansammlung an der unteren Siebplatte. Rechts die Hauptgeleitzelle. Stengel-spitze, Flemming. a 160:1; b 400:1.

Wir haben auch bei *Vicia faba* den *persistierenden* „Schleimkörper" gefunden. Die Entwicklung sei kurz geschildert, weil sich nur durch deren genaue Kenntnis die mögliche Verwechslung „Schleimkörper" — Nucleolus ausschließen läßt. Der „Schleimkörper" findet sich frühestens in den Stadien mit stark überfärbtem Geleitzellenkern (Abb. 3/III) und erscheint als dünne Spindel in der näheren Umgebung des Siebröhren-Kernes, häufig in Spitzenberührung mit den Polen oder an den Seiten. Bei weiterer Entwicklung mit fortschreitender Chromatolyse wird die Spindel ausgebaucht, also breiter, bis schließlich der „Schleimkörper" oval oder ± kugelig (Abb. 3/IV, V) erscheint. Wenn der Kern schon verschwunden ist, zeigt der „Schleimkörper" unregelmäßige Kontur mit vielen Buchten und Eindellungen (Abb. 2d, 3/VI).

Der Nucleolus des Kernes aber ist immer von kugeliger Gestalt, und weniger stark gefärbt als der „Schleimkörper" (Abb. 8a). Eine Täuschung ist allerdings dann möglich, wenn der „Schleimkörper" seitlich am Kern entsteht. Dann drückt er bei seinem „Dickenwachstum" die Kernmembran ein, da der Raum zwischen Kern und Plasma nicht genügend groß ist. In Seitenansicht liegt er dann in einer Einbuchtung des Kernes (Abb. 4b). In Aufsicht aber glaubt man, ihn als Kernbestandteil zu sehen, da er mit der Kernmembran in einer Linie liegt (Abb. 6c). Seine deutliche Kontur (vgl. Nucleolus in Abb. 6a) und die ovale Gestalt kennzeichnen ihn dennoch als „Schleimkörper". Bei älteren, ovalen bis runden „Schleimkörpern" fiel eine Plasma-Verdichtung um den Schrumpfungshof, in dem diese lagen, auf. Da der Hof bei gleich behandelten jüngeren Siebelementen nicht auftritt, muß eine Veränderung in der Hydratation von Plasma oder Schleimkörper stattgefunden haben.

Die von SCHAFFNIT und WEBER (1927) bei *Vicia faba* beschriebenen Inhaltskörper von Phloemzellen (jungen Siebelementen), deren mögliche Bedeutung als Krankheitserreger wegen ihrer Ähnlichkeit mit Erscheinungen bei mosaikkranken

Zucker- und Runkelrüben diskutiert wird, sind nach Vergleichen mit vorliegenden Untersuchungen als „Schleimkörper" anzusprechen.

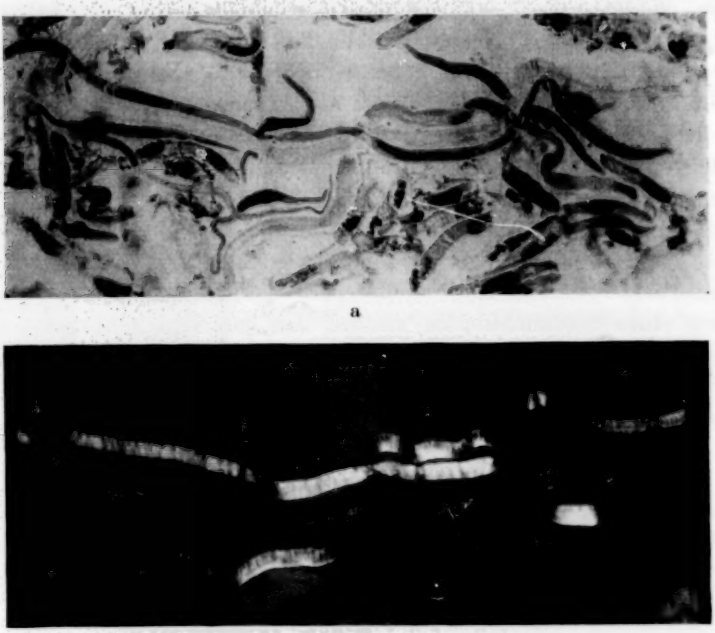
In den reifen Siebröhren ohne Kern und mit dünnem Plasmabelag ist der „Schleimkörper" meist einer der beiden Siebplatten angepreßt, durchsetzt aber die Poren nicht (Abb. 2c unten, 6d unten). Von den Siebröhren mit aufgelöstem „Schleimkörper", also mit Siebröhrenschleim, sind die sog. *Schlauchköpfe* als Ansammlung von Plasma und Schleim an den Siebplatten bekannt. A. Fischer (1885a) hat durch Vergleich mit total fixierten Pflanzen nachweisen können, daß diese Bildungen durch den Abfluß des Siebröhrensaftes entstehen, der bei Abtrennung der zu fixierenden Pflanzenteile oft über mehrere Internodien erfolgen kann. Bei *Vicia faba* wird aber bei Fixierung kurzer Stengelstücke nur der „Schleimkörper" verlagert, ohne daß es zur Bildung eines Schlauchkopfes kommt. Da der Schleimkörper so groß werden kann, daß er fast den ganzen Zellquerschnitt einnimmt, ist es möglich, daß er durch die Verlagerung nach der Siebplatte der vollkommenen Entleerung einer verletzten Siebröhre entgegen wirkt.

4. Die Differenzierung der Zellwand.

Der Beginn der Cellulosewandbildung läßt sich mit Hilfe der *Doppelbrechung* im Polarisationsmikroskop nachweisen (Frey-Wyssling 1938). Es wurde zwischen gekreuzten Filtern beobachtet und der Objekttisch solange gedreht, bis größte Aufhellung eintrat. Bei einer ganzen Umdrehung (360°) leuchteten die doppelbrechenden Strukturen nur zweimal, z. B. bei 40° und bei 220° auf, da durch die Essigcarminfärbung dichroitische Auslöschung zustande kommt. Aus den zahlreichen Beobachtungen über das polarisationsoptische Verhalten der Siebröhrenwand sind hier nur die Feststellungen über den Zeitpunkt der Cellulosebautätigkeit wiedergegeben. Die Zellmembran der Siebröhren besteht in der Hauptsache aus Cellulose, eine Verholzung tritt nicht auf.

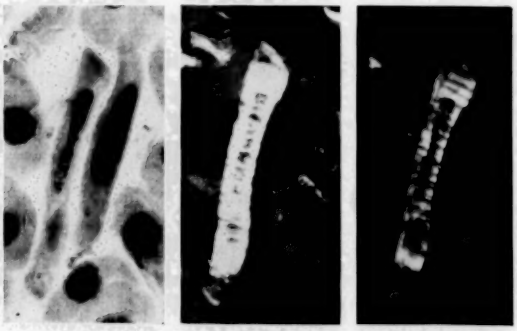
Die erste feine Streifung durch doppelbrechende Cellulosefibrillen zeigt sich dann, wenn der Unterschied in der Färbung zwischen den Kernen der Geleitzellen und der Siebelemente schon vorhanden ist, also kurz vor Beginn der Chromatolyse. Während dieses Vorganges ist dann die Aufhellung der Wand im „Polarisations-Dunkelfeld" sehr viel kräftiger und kompakter (Abb. 10, 11). Doch sind ring- oder schraubenförmige, nicht doppelbrechende Stellen in der Wand vorhanden (Abb. 11c). Im späteren kernlosen Zustand der Siebröhren leuchtet die ganze Wand hell auf, bis auf einige spaltenförmige dunkle Aussparungen (Tüpfel). Die Enden der Siebenröhrenglieder sind, solange die Streckung der Zellen nicht abgeschlossen ist, weniger stark doppelbrechend (Abbildung 11c), sie sind noch embryonaler; die Streckung der Siebröhren erfolgt also in der Hauptsache durch *Spitzenwachstum* der Einzelglieder. Einige Mißbildungen an den Querwänden bestätigen diese Annahme: An ausnahmsweise schrägstehenden Siebplatten endeten die anstoßenden Zellen der Siebröhren mit einer mehr oder weniger langen Spitze,

die offenbar erst nachträglich durch lokalisiertes Wachstum einer Membranstelle ausgewachsen war (Abb. 12a, b). Ähnliche Stümpfe an



a b

Abb. 10a u. b. a Zwei Siebröhren, die erst durch Beobachtung im Polarisationsmikroskop deutlich werden (b). Die eine, stark gewundene Siebröhre noch mit Kern und Plasma, durch ein laterales Siebfeld in Querverbindung mit der fast waagerecht verlaufenden kernlosen und plasmaarmen anderen Siebröhre (rechts von der Überkreuzungsstelle, etwa in Bildmitte) Stengelspitze, Flemming. 130:1.



a b c

Abb. 11a—c. Siebröhrenglied mit Geleitzelle (jeweils rechts). a Hellfeld. b und c Zwischen gekreuzten Polarisationsfiltern. In b die Doppelbrechung der Geleitzelle erkennbar, in c die Celluloseversteifungen des Siebröhrengliedes. Stengelspitze, Flemming. 400:1.

Siebröhrengliedern und Spitzenwachstum von Phloemzellen beschreibt auch MÜHLETHALER (1950) bei Mais- und Haferkoleoptilen.

Abb. 12 a.

Abb. 12 b.

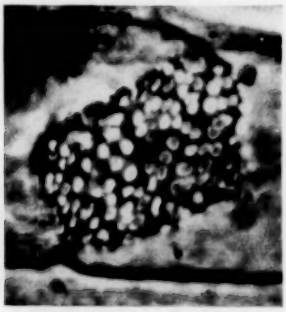


Abb. 13.

Abb. 14.

Abb. 12 a u. b. „Überwachsungen" der Siebplatten durch Spitzenwachstum der Einzelglieder. a Profilansicht einer schrägstehenden Siebplatte mit zwei kleinen Auswüchsen. b Zwei sehr lange Zellauswüchse, der nach unten gerichtete nicht in der Schärfenebene; die Siebplatte in der Aufsicht. Stengelspitze, Alkohol-Eisessig. Phako a 850:1. b 340:1.

Abb. 13. Siebplatte in der Aufsicht. Die Siebporen mit Callose ausgekleidet (helle Zone), in der Mitte die Plasmastränge (dunkel). Stengelspitze, Flemming. Phako 850:1.

Abb. 14. Siebröhrenglied von Abb. 9 b. Die stark lichtbrechende, ungleichmäßig verdickte Wand nur auf der Seite ausgebildet, wo die Hauptgeleitzelle anliegt. Die linke Geleitzelle (Cambiform) kaum erkennbar. Stengelspitze, Flemming. 600:1.

Die Geleitzellen zeigen erst bei der Chromatolyse des Siebröhrenkernes Doppelbrechung; sie ist auch in den folgenden Stadien nur gering (Abb. 11 b). Spaltenförmige dunkle Stellen sind wie bei den Sieb-

röhren vorhanden und korrespondieren mit diesen, so daß es sich wohl um Tüpfel handeln dürfte.

Die *Siebplatten* sind mit Poren von 0,5—1,3 μ Durchmesser ausgestattet. Die Aufsicht auf eine durch Druck schräg gelegte Platte einer kernlosen, plasmaarmen Siebröhre läßt die Plasmastränge erkennen, die die Poren durchsetzen. Sie sind durch einen hell erscheinenden Callosebelag, der die Poren auskleidet, eingeengt. Durch variable Anlagerung von solchen Callosezylindern kann der wirksame Querschnitt der Siebplatte verändert werden. Schon in den obersten Internodien noch junger Pflanzen sind die Siebplatten durch dicke Calloseauflage vollständig verschlossen (Abb. 13).

Die *Längswände* der Siebröhren werden als besonders auffallend beschrieben (Literatur s. ESAU 1939, 1950). Die Wand ist nicht überall gleich stark, sondern zeigt dünne und dicke Stellen. Durch hohe Hydratation schillern die verdickten Stellen sehr hell. Nach französischen Autoren (LESAGE 1891, LÉGER 1895 u. a.) werden solche Membranen wegen ihres Perlmutter-Glanzes als *Nacré*-Wände bezeichnet.

Die Siebröhren von *Vicia faba* haben ebenfalls ungleichmäßig verdickte, stark lichtbrechende Längswände, aber nur auf der Seite zur Hauptgeleitzelle (Abb. 2c, 9b, 14). Die Tüpfel sind auf die verdünnten Stellen der Wand beschränkt. Querverbindungen durch laterale Siebfelder zwischen Siebröhren untereinander sind in den untersuchten jungen Pflanzenteilen nur zweimal gefunden worden (Abb.10). Die Poren und der Durchmesser der Siebfelder waren kleiner als bei den terminalen Siebplatten. Ob die Poren durchbrochen waren oder nur großen Tüpfeln entsprachen, ließ sich nicht feststellen. Die seitlichen Siebfelder sind nach elektronenoptischen Untersuchungen anscheinend nicht mit echten Poren versehen (HUBER und KOLBE 1948, VOLZ 1952).

Festzuhalten ist, daß die *Cellulosewandbildung* in die Zeit der Kernauflösung des Siebröhrengliedes fällt und nach beendetem Längenwachstum der kernlosen Siebröhre vollendet wird. Vor allem das Streckungswachstum der Zellen, das ausschließlich oder doch größtenteils Spitzenwachstum darstellt, geht in der letzten Phase ohne Kern vor sich. Die für Siebröhren typische *Nacré*-Wand mit dünnen und dicken Stellen konnte nur an der Wand zu der durch intensive Plasma- und Kernfärbung ausgezeichneten Geleitzelle gefunden werden.

IV. Diskussion.

1. Die inäquale Teilung.

In einer Reihe von Arbeiten haben BÜNNING und seine Mitarbeiter die Bedeutung der inäqualen Teilung im Differenzierungsgeschehen pflanzlicher Gewebe eingehend behandelt und erläutert. Die inäquale Zellteilung bewirkt aber noch nicht eine unwiderrufliche Determination; denn in den frühen Stadien der Entwicklung haben die Tochterzellen

einer solchen Teilung ihre Totipotenz noch nicht verloren (Zepf 1952, Bünning und Biegert 1953). So ist es nicht verwunderlich, daß nicht alle inäqualen Teilungen, die unter dem Begriff zusammengefaßt werden müssen, gleichartig ablaufen. Das geht sogar soweit, daß bei der Geleitzellenabtrennung, die ebenfalls eine inäquale Zellteilung darstellt, die übliche ungleiche Plasmaverteilung nicht erfolgt. Auch der Unterschied in der Kondensation der Tochterkerne, der bei der Pollenkornmitose, dem klassischen Beispiel der inäqualen Zellteilung, so auffallend ist, kann nicht festgestellt werden. Inäqual sind jedenfalls die ungleich großen Tochterzellen. *Erst im Verlauf des weiteren Zellwachstums bilden sich die Kern- und Plasmadichteunterschiede, die wesentlichen Kennzeichen der inäqualen Zellteilung, heraus.* Die Inäqualität des Endzustandes ist dann, vor allen Dingen durch den Kernverlust im Siebröhrenglied, doch sehr eingreifend.

Eine Erklärung für die relativ gleiche Plasmaverteilung auf die Tochterzellen ergibt sich aus dem Vergleich mit dem Schicksal anderer inäqualer Zellteilungsprodukte. Bei der Spaltöffnungsentwicklung z. B. liegt die höhere Spezialisierung bei der abgetrennten kleineren, relativ plasmareicheren Zelle, der Spezialmutterzelle bzw. den Schließzellen. Bei der Siebröhrenentwicklung wird aber von der „zurückbleibenden" größeren Zelle, dem Siebröhrenglied, eigentlich die auffälligere morphologische Differenzierungsleistung getätigt. Das junge Siebröhrenglied hat zur Differenzierung genügend Plasma, und auch der Kern ist nicht so chromatinarm, wie sonst der Kern der größeren Zelle bei inäqualen Zellteilungen. Bei der Spaltöffnungsentwicklung gehen die Unterschiede in der Dichte von Plasma und Kern allmählich zurück; bei der Siebröhrenentwicklung jedoch werden sie erst bei der Differenzierung herausgebildet und bleiben erhalten. Eher vergleichbar ist die Siebröhrendifferenzierung daher mit solchen Vorgängen, bei denen die eine (größere) Zelle aus der inäqualen Teilung nach einer großen Differenzierungsleistung früher oder später abstirbt: wie die Hyalinzelle des *Sphagnum*blattes und die vegetative Zelle des Pollenkornes. Aber auch bei diesen Beispielen läßt sich direkt bei oder nach der inäqualen Teilung ein Kern- und Plasmaunterschied feststellen. *So betrachtet ist also die bei der Teilung der Siebröhrenmutterzelle entstehende Inäqualität morphologisch zunächst sehr viel stärker verdeckt als bei den bisher bekannten Fällen inäqualer Teilungen.*

2. Der kernlose Zustand der Siebröhren und die Bedeutung der Geleitzellen.

Die in der Einleitung dargestellten verschiedenen Auffassungen über den Kernzustand der Siebröhren sind meist darauf zurückzuführen, daß der Zeitpunkt der Kernauflösung verschieden in der Entwicklungsgeschichte liegt bzw. das Entwicklungsstadium nicht berücksichtigt wurde. Außerdem gibt es durch die anato-

mischen Verhältnisse leicht eine Irrtumsmöglichkeit: Ein Längsschnitt durch eine Siebröhre kann den Geleitzellenkern streifen, wodurch eine kernhaltige Siebröhre vorgetäuscht wird.

In welchem zeitlichen Zusammenhang steht die Funktion der Siebröhren zu der Kernauflösung? Bei Beginn der Siebporendurchbrechung ist die Auflösung des Kernes im Endstadium; so muß man annehmen, daß der funktionsfähige Zustand der Siebröhre mit der Kernlosigkeit beginnt. Nun braucht aber die morphologische Differenzierung nicht mit der physiologischen gleichzulaufen. Das hat ESCHRICH (1953) sehr schön für die Wundsiebröhren von *Impatiens* zeigen können. Schon vor der Tüpfeldurchbrechung zu Siebporen ist fluorescenzoptisch eine Stoffleitung in Siebröhren nachzuweisen, die noch Kern und Plasma besitzen. Allerdings stellen die Wundsiebröhren einen Sonderfall dar, da deren Kerne, entgegen dem Kernverhalten der normalen Siebröhren von Impatiens, erst lange nach der Fertigstellung der Siebplatten aufgelöst werden. Trotzdem kann sicher auch bei normalen Siebröhren in beschränktem Umfang eine Stoffleitung vor der endgültigen Kernauflösung möglich sein.

Bei einer *Trachee* bedarf das Fehlen eines Kernes in den Einzelgliedern keiner weiteren Erläuterung mehr. Am Ende der Entwicklung steht der *Tod des gesamten protoplasmatischen Inhaltes* und die Aufnahme der vollen Funktion ist nur in diesem leeren Zustand der Trachee möglich. Bei den Siebröhren jedoch ist das Plasma noch erhalten, es können sogar noch Plastiden vorhanden sein. Das Plasma ist zwar in seiner Vitalität geschwächt, man ist aber auf Grund der doch vorhandenen Plasmolysierbarkeit davon abgekommen, den Zustand des Siebröhrenplasmas als prämortal zu bezeichnen. Jedoch ist kein Beispiel bekannt, daß eine *plasmahaltige* Zelle ohne Kern ihre Funktion unverändert beibehält oder diese erst ohne Kern aufnehmen kann. Um dies möglich zu machen, muß das Cytoplasma andere Eigenschaften besitzen, die es von dem unterscheiden, was man sonst bei anderen pflanzlichen Zellen unter Cytoplasma versteht. Diese Veränderungen stehen natürlich im Zusammenhang mit der besonderen Funktion der Siebröhren, und sicher ist das Fehlen des Kernes überhaupt die Voraussetzung für den plasmatischen Sonderzustand. Es ist auch denkbar, daß die Wirkstoffe des Kernes bei der Auflösung oder schon vorher ins Plasma austreten und von dort aus am Zellgeschehen mitwirken (man vergleiche die Kernwirkung bei *Acetabularia*). Schon LECOMTE (1889) hat die Vermutung ausgesprochen, daß der Siebröhrenkern „im Plasma dispergiert werde".

Mit dieser Annahme kann erklärt werden, wie die letzte Ausbildung der Siebröhrenglieder (Streckung) ohne Kern möglich ist, nicht aber, wie das Siebröhrenplasma über die ganze Vegetationsperiode hin in seinem labilen, aber lebenden Zustand erhalten bleibt, auch nicht, wie die Callose abgeschieden und wieder neu aktiviert wird. Schon STRASBURGER sagte, daß es dazu eines Mitwirkens benachbarter Zellen bedarf. Unterstützt durch die vorliegenden Untersuchungen, sehen wir in den

Geleitzellen diejenigen *Hilfszellen*, die den kernlosen Siebröhren die *Erhaltung des lebenden Plasmas*, die *Callosebautätigkeit* und die *Funktion* ermöglichen.

Über die Möglichkeiten solcher *Fernwirkungen* sind einige Experimente gemacht worden, die aber nur die Beeinflussung der Membranausscheidung prüfen können. So vermag in einzelnen Plasmaportionen, die durch Plasmolyse in extrem langen Zellen zuweilen zustande kommen, der Kern bei Verbindung durch Plasmafäden in kernlosen Teilen derselben Zelle Cellulosewandbildung anzuregen. Aber auch durch eine Membran hindurch können solche kernhaltigen Plasmateile in kernlosen Portionen der benachbarten Zelle Wandbildung hervorrufen. Voraussetzung dazu ist, daß sie mit diesen durch Plasmafäden (Plasmodesmen) verbunden sind (KLEBS 1887, TOWNSEND 1897). TOWNSEND hat auch mit Siebröhren experimentiert und festgestellt, daß ausgetretene Plasmateile Membranen bilden können, wenn sie noch in Berührung mit dem Siebröhrenplasma waren. Das Erstaunliche daran ist, daß die Siebröhren nach seiner Schilderung kernlos waren: „Danach besteht innerhalb der Siebröhren ein Einfluß, der die Zellhautbildung ermöglicht oder es wird derselbe von Nachbarzellen übermittelt."

Die morphologischen Anzeichen für die Aktivität der Geleitzellen während der Entwicklung und der Funktionszeit der Siebröhren sind: Die Hyperchromasie und Größe des Zellkerns sowie dessen stark vergrößerter Nucleolus, der Plasmareichtum bzw. die hohe Plasmadichte und die Anreicherung von Tüpfeln bzw. Plasmodesmata in der Wand zu der Siebröhre, deren tote Substanz durch hohe Quellung in einen besonders wegsamen Zustand versetzt ist. Die angewandte Methode zeigt besonders eindrucksvoll die vollkommene *cytologische Einheit* von Geleitzelle und zugehörigem Siebröhrenglied, und es werden sich noch Beweise bringen lassen, die auch eine *physiologische Einheit* dieser Zellen aufdecken.

Die Frage nach der Bedeutung der Geleitzellen ist selbstverständlich mit den vorliegenden Ausführungen noch nicht vollständig gelöst. Doch geben die cytologischen Befunde und entwicklungsgeschichtlichen Daten neue Hinweise auf die Rolle der Geleitzellen im Siebteil der Angiospermen.

Zusammenfassung.

1. Es wurde die Entwicklungsgeschichte der Siebröhrenglieder und der Geleitzellen von *Vicia faba* an Hand von Präparaten, die mit der Essigcarmin-Quetschmethode gewonnen wurden, untersucht.

2. Die Abtrennung der Geleitzellen von der Siebröhren-Mutterzelle erfolgt durch eine *inäquale Zellteilung*, wobei aber die sonst schon bei einer solchen Teilung auftretenden morphologischen Differenzen erst in der späteren Entwicklung zur Ausbildung kommen. In manchen Siebröhrenmutterzellen läuft eine zweite inäquale Teilung ab, was zur Ausbildung einer weiteren Geleitzelle führt. Es zeigt aber immer eine dieser beiden Zellen stärker die typischen Merkmale einer Geleitzelle.

3. Geleitzelle und Siebröhrenelement bilden eine *cytologische* und wohl auch physiologische *Einheit*. Ein äußeres Zeichen dieser Einheit ist die enge Verbindung beider Zellen durch viele Tüpfel bzw. Plasmodesmata und die hohe Hydratation der gemeinsamen, aber nicht trennenden Cellulose-Längswand.

4. Vor der vollen Funktion der Siebröhren lösen sich die Kerne der Einzelelemente durch *Chromatolyse* ohne Hinterlassung irgendwelcher Reste auf. Damit wird erneut die Kernlosigkeit der funktionstätigen Siebröhre bestätigt.

5. Die Kerne der Geleitzellen dagegen sind während der Entwicklung und Funktion der Siebröhren auffallend *hyperchromatisch* und besitzen einen vergrößerten Nucleolus. Das *Plasma* der Geleitzellen ist trotz der Zellstreckung sehr viel dichter als im Ausgangszustand, alles Anzeichen für eine starke Aktivität dieser Zellen.

6. Die für einige Leguminosen schon beschriebenen *persistierenden* „Schleimkörper" sind auch bei *Vicia faba* vorhanden.

7. Der Grad der Cellulosewandauflagerung wurde mit Hilfe des Polarisationsmikroskops bestimmt. Dabei zeigte sich, daß die Siebröhren *Spitzenwachstum* aufweisen.

8. Allein aus den cytologischen Verhältnissen läßt sich ableiten, daß die Geleitzellen an der Aufrechterhaltung des lebenden Zustandes des kernlosen Siebröhrenplasmas beteiligt sein müssen.

Literatur.

ABBE, L. B., and A. S. CRAFTS: The phloem of white pine and other Coniferous species. Bot. Gaz. **100**, 695—722 (1939). — ARTSCHWAGER, E. F.: Studies in the potato tuber. J. agricult. Res. **27**, 809—835 (1924). Zit. nach TISCHLER. — BAILEY, I. W.: Slime bodies of *Robinia Pseudoacacia* L. Phytopathology **13**, 332—333 (1923). Zit. nach ESAU. — BARKLEY, G.: Differentiation of vascular bundle of *Trichosanthes anguina*. Bot. Gaz. **83**, 173—184 (1927). — BARY, A. DE: Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig: Wilhelm Engelmann 1877. — BAUER, L.: Zur Frage der Stoffbewegungen in der Pflanze mit besonderer Berücksichtigung der Wanderung von Fluorochromen. Planta (Berl.) **42**, 367—451 (1953). — BÜNNING, E.: Entwicklungs- und Bewegungsphysiologie der Pflanze. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1953. — BÜNNING, E., u. F. BIEGERT: Die Bildung der Spaltöffnungsinitialen bei *Allium Cepa*. Z. Bot. **41**, 17—39 (1953). — BÜNNING, E., u. H. SAGROMSKY: Die Bildung des Spaltöffnungsmusters in der Blattepidermis. Z. Naturforsch. **3b**, 203—216 (1948). — CRAFTS, A. S.: Phloem anatomy in two species of *Nicotiana*, with notes on the interspecific graft union. Bot. Gaz. **95**, 592—608 (1934). — The protoplasmic properties of sieve tubes. Protoplasma (Berl.) **33**, 389—398 (1939). — ESAU, K.: Ontogeny of Phloem in the sugar beet (*Beta vulgaris* L.). Amer. J. Bot. **21**, 632—644 (1934). — Some anatomical aspects of plant virus disease problems. Bot. Review **4**, 548—579 (1938). — Development and structure of the phloem tissue I. Bot. Review **5**, 373—432 (1939). — A study of some sieve tube inclusions. Amer. J. Bot. 224—233 (1947). — Phloem structure

in the grapevine and its seasonal changes. Hilgardia (Berkeley, Calif.) **18**, 217—296 (1948). — Development and structure of the phloem tissue II. Bot. Review **16**, 67—114 (1950). — ESCHRICH, W.: Beiträge zur Kenntnis der Wundsiebröhren-Entwicklung bei *Impatiens Holsti*. Planta (Berl.) **43**, 37—74 (1953). — FISCHER, A.: Über den Inhalt der Siebröhren in der unverletzten Pflanze. Ber. dtsch. bot. Ges. **3**, 230—239 (1885a). — Studien über die Siebröhren der Dicotylenblätter. Ber. Verh. kgl. sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Math.-physik. Kl. **37**, 245—290 (1885b). — Neue Beiträge zur Kenntnis der Siebröhren. Ber. Verh. kgl. sächs. Ges. Wiss. Leipzig, Math.-physik. Kl. **38**, 291—336 (1886). — FREY-WYSSLING, A.: Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Protoplasma-Monogr. **15** (1938). — GUIGNARD, L.: Note sur les noyaux des cellules des tissus sécréteurs. Bull. Soc. bot. France **28**, 332—333 (1881). — HABERLANDT, G.: Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl. Leipzig 1924. — HUBER, B.: Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. Jb. wiss. Bot. **88**, 176—242 (1939). — HUBER, B., u. R. W. KOLBE: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Siebröhren. Sv. bot. Tidskr. **42**, 364—371 (1948). — HUBER, B., u. E. ROUSCHAL: Anatomische und zellphysiologische Beobachtungen am Siebröhrensystem der Bäume. Ber. dtsch. bot. Ges. **56**, 380—391 (1938). — HUNZIKER, J.: Beiträge zur Anatomie von *Rafflesia Patma* BL. Diss. Zürich 1920, 76 S. — JANCZEWSKI, E. DE: Études compa réessur les tubes cribleux. Mém. Soc. nat. Sci. nat. et math. Cherbourg **23**, 209—250 (1881). — KIEHN, CH.: Die Nukleolen von *Galtonia candicans* DECSNE. Diss. Marburg 1917, 69 S. — KLEBS, G.: Über den Einfluß des Kernes in der Zelle. Biol. Zbl. **7**, 161—168 (1887). — KUHLA, F.: Die Plasmaverbindungen bei *Viscum album* mit Berücksichtigung des Siebröhrensystems von *Cucurbita Pepo*. Bot. Ztg **58**, 29—58 (1900). — LECOMTE, H.: Contribution a l'étude du liber des Angiospermes. Ann. Sci. natur. Bot., Sér. VII **10**, 193—324 (1889). — LÉGER, L. J.: Recherches sur l'appareil végétatif des Papavéracées. Mém. Soc. Linn. Normandie **18**, 193—624 (1895). Zit. nach ESAU. — LENOIR, M.: La nécrobiose dans les éléments du cambium ligneux chez *l'Equisetum arvense*. Rev. gén. Bot. **38**, 615—631 (1926). — LESAGE, P.: Sur la différenciation du liber dans la racine. C. r. Acad. Sci. Paris **122**, 444—446 (1891). Zit. nach ESAU. — LIVINGSTON, L. G.: The nature and distribution of plasmodesmata in the tobacco plant. Amer. J. Bot. **22**, 75—87 (1935). — LUEHR, W.: Ein Beitrag zur Kenntnis der Vorgänge in sich differenzierenden und streckenden Pflanzenzellen. Bot. Archiv **21**, 116—216 (1928). — MOLLIARD, M.: Hypertrophie pathologique des cellules végétales. Rev. gén. Bot. **9**, 33—44 (1897). — MRACEK, A.: Über geformte eiweißartige Inhaltskörper bei den Leguminosen. Österr. bot. Z. **60**, 198—201, 218—230, 312—321 (1910). — MÜHLETHALER, K.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über den Feinbau und das Wachstum der Zellmembranen in Mais- und Haferkoleoptilen. Ber. Schweiz. bot. Ges. **60**, 614—618 (1950). — NĚMEC, B.: Über Degeneration der Zellkerne. Bull. internat. Acad. Sci. Bohême, Sep. 1—8. 1910. — Nauka o bunce anatomie rostlin. Prag: Verlag Aventinum 1930. Zit. nach TISCHLER. — PHILLIS, E., and T. G. MASON: The polar distribution of sugar in the foliage leaf. Ann. of Bot. **47**, 585 (1933). — RESCH, A.: Untersuchungen über Kerndifferenzierung in peripheren Zellschichten der Sprossachse einiger Blütenpflanzen. Chromosoma **5**, 296—316 (1952). — ROUSCHAL, E.: Untersuchungen über die Protoplasmatik und Funktion der Siebröhren. Flora (Jena) **35**, 135—200 (1941). — SALMON, J.: Différenciation des tubes criblés chez les Angiospermes. Rech. cyt. **1946**. Zit. nach ESAU. — SCHAFFNIT, E., u. H. WEBER: Über das Vorkommen von intrazellulären Körpern in den Geweben mosaikkranker Rüben. Forsch. Pflanzenkrkh. u. Imm. im Pflanzenreich **4**, 23—42 (1927). — SCHMIDT, EMIL: Über den Plasmakörper der gegliederten Milchröhren. Bot. Ztg **40**, 435—448, 451—456 (1882). — SCHMIDT, ERNST W.: Der Kern der Siebröhre.

Ber. dtsch. bot. Ges. **31**, 78—79 (1913). — Bau und Funktion der Siebröhren der Angiospermen. Jena 1917. — Staritz, C.: Über einen neuen Inhaltskörper der Siebröhren einiger Leguminosen. Festschr. zur 250jähr. Jubelfeier des Gymnasiums zu St. Maria Magdalena, 1893. Zit. nach Esau. — Strasburger, E.: Über den Bau und das Wachstum der Zellhäute. Jena: Gustav Fischer 1882. — Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Histologische Beiträge, Bd. 3, Jena 1891. 1000 S. — Über Plasmaverbindungen pflanzlicher Zellen. Jb. wiss. Bot. **36**, 493—610 (1901). — Tischler, G.: Allgemeine Pflanzenkaryologie, 1. Hälfte, Der Ruhekern. In Linsbauers Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd. II. Berlin 1934. — Townsend, Ch. O.: Der Einfluß des Zellkernes auf die Bildung der Zellhaut. Jb. wiss. Bot. **30**, 484—510 (1897). — Volz, G.: Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Porengröße pflanzlicher Zellwände. Mikroskopie (Wien) **7**, 251—266 (1952). — Wilhelm, K.: Beiträge zur Kenntnis des Siebröhrenapparates dicotyler Pflanzen. Leipzig 1880. — Will, H.: Zur Anatomie von *Macrocystis luxurians*. Bot. Ztg **42**, 801—808, 825—830 (1884). — Zacharias, E.: Verhalten des Zellkernes in wachsenden Zellen. Flora (Jena) **81**, 217—266 (1895). — Zepf, E.: Über die Differenzierung des Sphagnumblattes. Z. Bot. **40**, 87—118 (1952).

Dr. Armin Resch, Botanisches Institut der Universität Freiburg i. Br.

Planta, Bd. 44, S. 99—101 (1954).

Erwiderung auf HÜLSBRUCHs Mitteilung:

ZUM EXTRAFASZIKULÄREN WASSERWEG IN DER WURZEL.

Von

LEOPOLD BAUER.

(Eingegangen am 5. Mai 1954.)

Es ist schade, daß Frau HÜLSBRUCH in obiger Mitteilung nur ihre weit zurückliegenden Versuchsdaten gegen meine Einwände verteidigt. Es wäre der Diskussion förderlicher gewesen, wenn sie ihre Entgegnung auf eine *neuerliche* Reproduktion ihrer damaligen Ergebnisse unter ausdrücklicher Berücksichtigung meiner speziellen Bedenken gestützt hätte.

Sie führt meine Kritik zum Teil auf ein „völliges Mißverständnis" ihrer Problemstellung durch mich zurück. Ich habe aber ihre Absicht, die sie mit ihrer Arbeit (1944) verfolgte, genau so aufgefaßt (1953, S. 375), wie sie sie jetzt (1954) erneut bekräftigt. Ich wehre mich auch nicht gegen ihre Schlußfolgerung, die sie im letzten Satz ihrer obigen Mitteilung ausdrückt: „Mit Berberinsulfat kann also überhaupt nicht bewiesen werden, daß der extrafasciculäre Wasserweg in der Wurzel durch die Membranen geht." Ich möchte hinzufügen: weil man grundsätzlich mit einem Farbstoff, der von der Zelle nicht aufgenommen wird, einen eventuellen Wasserstrom *durch* die Zellen weder ausschließen noch beweisen kann. Wundern muß ich mich nur, daß ihre seinerzeitige vorgefaßte Meinung, die sie beweisen wollte, eine größere Berechtigung haben soll als mein Standpunkt, daß das Wasser auf seinem Weg durch die Wurzelrinde mehrere (nämlich alle physikalisch möglichen) Bahnen zur Verfügung hat.

Ich bin jedoch von einer ganz anderen Fragestellung aus auf ihre Arbeit gestoßen, aus der 2 Befunde für meinen Problemkreis von höchster Bedeutung waren.

1. Die Ausbreitungsgeschwindigkeit des Farbstoffes im intakten Gewebe schien vielfach höher zu sein, als sie einer einfachen Diffusion zukommt. Wenn auch HÜLSBRUCH nunmehr die Bedeutung gerade dieser Befunde (ihre 2. Versuchsgruppe) einschränken will, so muß doch dagegen festgehalten werden, daß es eine grundsätzliche Frage ist, ob der Farbstoff eine eigenständige Bewegung im Gewebe zu entwickeln vermag, die schneller ist als die Diffusion. Mir scheint es auch nicht angängig, die Verschiedenheit unserer Befunde auf unterschiedliche Auswahl des Wurzelmaterials zurückzuführen, wie es HÜLSBRUCH jetzt vorschlägt. Zumindest ihre und meine Versuche an Hauptwurzeln dürften unter vergleichbaren Bedingungen durchgeführt worden sein. Ich sehe vorläufig keine Möglichkeit, den Verdacht von Versuchsfehlern auf seiten HÜLSBRUCHs zurückzunehmen. So muß ich auch über die bereits diskutierten Fehlermöglichkeiten hinaus gegen das Schneiden zwischen Holundermark wegen der Druckgefahr meine Bedenken

anmelden. Druck verfälscht schon die Ergebnisse, wenn noch keine Deformationen sichtbar sind. Den minimalsten Druck auf die Wurzeln übt man nur beim freihändigen Schneiden aus. — Ihren weiteren angekündigten Versuchen sehe ich mit Interesse entgegen.

2. Der Farbstoff vermag sich auch gegen einen osmotischen Wasserstrom im Gewebe ohne Geschwindigkeitseinbuße auszubreiten. Diesen Befund habe ich im Prinzip bestätigt, aber anders interpretiert. Nach meinen „sehr merkwürdigen Ansichten über das osmotische Geschehen, die unserer heutigen Kenntnis von diesen Vorgängen nicht ganz entsprechen dürften", die ich aber hiermit erneut zur Diskussion stelle, muß jedenfalls für das Auftreten osmotischer Effekte eine semipermeable Membran, wie sie die Plasmagrenzschichten darstellen, vorausgesetzt werden. Die submikroskopischen Capillarräume der Membran sind aber weit genug, um nicht nur Farbstoffe, sondern auch unsere gebräuchlichen Plasmolytika hindurchzulassen. Sie stellen also kein semipermeables System dar, und das Osmotikum saugt aus den Rhizodermisantiklinen und dem sich in der Tiefe der Wurzelrinde anschließenden Membransystem *direkt* kein Wasser; es diffundiert vielmehr *mit* dem Farbstoff in die Membranen ein.

In doppelter Weise verlieren also die Zellen der Wurzelrinde Wasser: a) das Osmotikum greift an den Rhizodermiszellen von außen an; b) es umspült auf seinem Diffusionsweg durch die Membranen die tieferliegenden Zellen direkt. — Die einzelnen Prozesse greifen natürlich ineinander, und es ist schwer, sich ein genaues Bild von den physikalischen Bedingungen in diesen kleinen Dimensionen in einem gegebenen Augenblick zu machen, da uns gerade die Vorgänge interessieren, die vor Erreichen des Gleichgewichtes ablaufen. Aber in den Grundzügen — wobei wir eine gewisse Vereinfachung in Kauf nehmen — dürfen wir doch folgendes Bild entwerfen:

Die Rhizodermiszellen ergänzen ihr Wasserdefizit aus der Tiefe des Gewebes. Sie tun dies hauptsächlich quer durch die Periklinen aus den Lumina der stärker wassergesättigten Nachbarzellen, diese wieder aus der nächsten Zellschicht usw. Die untersättigten Zellen werden aber ihr Wasserdefizit zum Teil auch aus dem Imbibitionswasser des Membransystems der Wurzelrinde ergänzen und über dessen submikroskopische Wasserfäden an den tiefer im Gewebe liegenden Zellen direkt saugen (wobei die Verengung der submikroskopischen Poren durch Entquellung außer Betracht bleiben soll). So entsteht wahrscheinlich tatsächlich ein geringer Wasserstrom in den Membranen nach außen. (Es ist dabei an die Darbietung des Osmotikums in Gelatine bzw. Agar gedacht; wird das Osmotikum in Wasser geboten, dann werden die Verhältnisse dadurch unübersichtlicher, daß sich der negative Druck der Wasserfäden in den Membrancapillaren auch in die Lösung außerhalb der

Wurzel fortsetzt.) Trifft diese Wasserbewegung aber wirklich mit dem einwandernden Farbstoff zusammen? Da die verwendeten Osmotika (Zucker, KNO_3) etwas schneller als der Farbstoff in den Membranen diffundieren, wird an den Membranorten, zu denen der Farbstoff schließlich gelangt, entweder bereits wieder osmotisches Gleichgewicht mit den Nachbarzellen eingetreten sein, oder das Osmotikum saugt bereits selbst etwas Wasser aus der Zelle, die es gerade umspült. Diese in der Wurzel nach außen gerichteten Wasserströmchen biegen also in den gewählten Versuchsbedingungen *stets vor* der Spitze des Osmotikums und damit auch der Farbstoffspitze seitlich in die saugenden Zellen um.

Was wird nun aus dem Wasser, welches das Osmotikum auf seinem Membranwege aus den Zellen saugt? Seine Menge ist natürlich gering, könnte aber der kleinen Dimensionen wegen von Bedeutung sein. Wären die Membranen starre Gebilde, dann würde in den Capillarräumen ein hydrostatischer Druck entstehen, der eine Wasserverschiebung im Gefolge hätte. In Wirklichkeit dürften aber die Membranen diese geringen Wassermengen durch Quellung aufnehmen. Das Volumen Wasser, das von den Membranen aufgenommen wird, ist das gleiche, um das der Protoplast sich kontrahiert. An den Druckverhältnissen ändert sich daher nichts, und es ist auch unter diesem Gesichtspunkt mit keiner die Farbstoffgeschwindigkeit störenden Wasserverschiebung zu rechnen.

Solange diese Auffassung der Vorgänge — *wenigstens als Möglichkeit* — nicht widerlegt ist, kann keine Rede davon sein, daß aus HÜLSBRUCHs und meinen Versuchen geschlossen werden muß, daß der einwandernde Farbstoff eine eigenständige Bewegung entwickelt und daß deshalb seine Geschwindigkeit von dem in der *gleichen* Bahn entgegenströmenden Wasser unbeeinflußt bleibt. Ich halte vielmehr den Satz aufrecht, daß ein diffundierender Farbstoff und austretendes Wasser auf *verschiedenen* Bahnen aneinander vorbeiwandern.

Schließlich sei noch kurz ein Mißverständnis HÜLSBRUCHS berichtigt: Ein sorgfältiges Lesen meiner Ausführungen (1953, S. 376) dürfte eigentlich nicht zu der Auffassung führen, daß ich Konzentration und Menge des Farbstoffes für ein und dasselbe hielte!

Literatur.

BAUER, L.: Planta (Berl.) **42**, 367 (1953). — HÜLSBRUCH, M.: Planta (Berl.) **34**, 221 (1944). — Planta (Berl.) **43**, 566 (1954).

Dozent Dr. LEOPOLD BAUER, Tübingen, Botanisches Institut.

Planta, Bd. 44, S. 102 (1954).

Kurze Mitteilung.

Aus dem Botanischen Institut der Universität Bonn.

ZUM EXTRAFASZIKULÄREN WASSERWEG IN DER WURZEL.

(Stellungnahme zu vorstehender Erwiderung.)

Von

MAGDALENA HÜLSBRUCH.

(Eingegangen am 28. Mai 1954.)

1. Ich protestiere erneut gegen BAUERs Vorwurf unsauberen Arbeitens, halte es aber für überflüssig, auf ihn noch einmal einzugehen. Diese ungewöhnliche Methode, ihm mißliebige Versuchsergebnisse eines anderen Autors zu diskreditieren, macht eine fruchtbare Diskussion einfach unmöglich.

2. Für den Hauptteil seiner Arbeit (Planta 42) braucht BAUER die Tatsache, daß Farbstoffbeschleunigungen über Diffusionsgeschwindigkeit immer durch *mitströmendes* Wasser bedingt sind (S. 389). Ich stelle fest, daß er in obiger Erwiderung (unter 2., erster Satz) zugibt, daß sich Farbstoff auch gegen einen Wasserstrom ohne Geschwindigkeitseinbuße — also beschleunigt — ausbreitet. Ob der Wasserstrom „ein osmotischer" ist, interessiert zunächst nicht. Wesentlich ist nur, daß Berberinsulfat *ohne mitströmendes* Wasser ebenso schnell wandert.

3. Die von BAUER rein spekulativ entwickelte Vorstellung eines Wasserentzugs durch Osmotika leugnete in der ersten Fassung eine Wirkung auf das Imbibitionswasser der Wurzelmembranen (S. 378). Die ausführliche Darstellung in seiner Erwiderung konstruiert — im Hinblick auf ein zu erreichendes Gleichgewicht — sich aufhebende Saugkräfte zwischen Membran- und Vacuolenflüssigkeit. Diese Theorie der Wasserabgabe, deren Beweispflicht allein BAUER obliegt, ist offensichtlich für den Wasserausgleich eines Wurzel*gewebestücks* mit einem Osmotikum gedacht. Sie kann aber keine Bedeutung haben für eine durchströmte Wurzel, der während mehrerer Stunden Wasser mit Hilfe einer Saccharoselösung entzogen wird, die gleichzeitig in demselben Wurzelbezirk Farbstoff aufnimmt und ihn bis in die äußerste Sproßspitze weitergibt.

Dr. M. HÜLSBRUCH, (22c), Bonn/Rh., Meckenheimer Allee 170,
Botanisches Institut der Universität.

Aufnahmebedingungen.

Die Arbeit muß dem Gebiet der Zeitschrift angehören und wissenschaftlich Neues bringen. Arbeiten, die ausschließlich praktischen Zwecken dienen, scheiden aus.

Bei Arbeiten aus Instituten, Kliniken usw. ist eine Erklärung des Direktors oder eines Abteilungsleiters beizufügen, daß er mit der Publikation der Arbeit aus dem Institut bzw. der Abteilung einverstanden ist und den Verfasser auf die Aufnahmebedingungen aufmerksam gemacht hat.

Das Manuskript muß leicht leserlich geschrieben und völlig druckfertig sein; andernfalls sind Verzögerungen im Erscheinen unvermeidlich. Korrekturen im Satz müssen auf das sachlich Notwendige beschränkt werden.

Die Darstellung soll möglichst kurz sein. Ergebnisse dürfen nicht gleichzeitig in Tabellen- und Kurvenform dargestellt werden.

Die Abbildungen sind auf das Notwendigste zu beschränken, insbesondere die Reproduktion von Photos.

Bei einleitenden Literaturbesprechungen soll möglichst auf zusammenfassende Darstellungen verwiesen und nur das zum unmittelbaren Verständnis Notwendige gebracht werden.

Der Arbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse im Umfang von im allgemeinen höchstens 1 Seite anzufügen.

Lehrbuch der gesamten Chemie

Von Dr. phil. **F. L. Breusch,** Professor an der Universität Istanbul. Direktor des Zweiten Chemischen Instituts. Zweite Auflage. Mit 85 Abbildungen. VI, 426 Seiten Gr.-8°. 1954. Ganzleinen DM 29.70

Inhaltsübersicht: **Allgemeine Chemie.** Einleitung. Werkzeuge der Chemie. Zusammensetzung der Substanzen. Die Elemente und ihre Ordnung im Periodensystem. Atomkerne. Die Arten der chemischen Bindung. Verhalten der Verbindungen. Zustände und Vorgänge in Lösungen. Die chemischen Reaktionen. — **Spezielle anorganische Chemie.** Nichtmetalle. Metalle. — **Organische Chemie.** Einleitung und Methoden. Aliphatische Kohlenwasserstoffe. Aliphatische Verbindungen mit einem Substituenten. Aliphatische Verbindungen mit mehreren gleichen Substituenten. Aliphatische Verbindungen mit zwei und mehr verschiedenen Substituenten. Aromatische Kohlenwasserstoffe. Aromatische Derivate mit einem oder mehreren Substituenten derselben Art. Aromatische Stoffe mit verschiedenen Substituenten. Hydroaromatische Verbindungen. Farbstoffe. Heterocyclische Verbindungen. Hochpolymere. Sachverzeichnis.

Ein Lehrbuch der Chemie, das in einem Band die Haupttatsachen der allgemeinen, anorganischen und organischen Chemie vereinigt, wird von solchen Studierenden, die Chemie als Nebenfach betreiben, dringend verlangt. Professor Breusch hat es durch geschickte Auswahl und Anordnung verstanden, auf weniger als 500 Seiten solchen Studierenden einen abgerundeten Überblick über den gesamten Examensstoff zu bieten. Hierbei hat er durch besondere Betonung der biologisch wichtigen Verbindungen im organischen Teil insbesondere auf die Bedürfnisse des Medizinstudenten Rücksicht genommen. Aber auch mancher Studierende der Chemie im Hauptfach wird dieses jetzt in zweiter, verbesserter Auflage erscheinende Lehrbuch als erste Einführung in sein Studienfach begrüßen.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Chromatographische Methoden in der Protein-Chemie

einschließlich verwandter Methoden wie Gegenstromverteilung, Papier-Ionophorese. Von Professor Dr. rer. nat. **Fritz Turba,** Organisch-Chemisches und Pharmakologisches Institut der Universität Mainz. Mit 258 Abbildungen. VIII, 358 Seiten Gr.-8°. 1954. Ganzleinen DM 69.—

Inhaltsübersicht: **I. Allgemeiner Teil.** Einleitung. — Theoretische Grundlagen. — Mathematische Behandlung des Problems der Chromatographie. — Methodik. Geräte zur Säulenchromatographie. Geräte zur Papierchromatographie. Nachweis und Bestimmung der getrennten Fraktionen. Adsorbentien bzw. Träger; Lösungsmittel. — **II. Spezieller Teil.** Trennung, Identifizierung und Bestimmung der Aminosäuren. Analytische Trennung. Präparative Trennung. — Isolierung, Trennung und Charakterisierung von Peptiden, Peptid-Derivaten und verwandten Verbindungen. Vorwiegend Ionenaustausch. Vorwiegend Additionsadsorption. Vorwiegend Verteilung. — Weitere Anwendungsbeispiele chromatographischer Methoden. Aminosäureanalysen von Proteinen. Anwendungen chromatographischer Methoden auf Untersuchungen des Aminosäure- und Proteinstoffwechsels. Endgruppenbestimmung in Proteinen. — Trennung und Charakterisierung von Proteinen. Ionenaustausch und Adsorption. Fällungs- (speziell Aussalzungs-)Chromatographie von Proteinen. Verteilung. — **III. Verwandte Methoden.** Gegenstromverteilung zwischen begrenzt mischbaren Phasen („counter current distribution"). Ionophorese bzw. Elektrophorese in Trägern. — **Namenverzeichnis.**

Die Chromatographie, zunächst in der Proteinchemie noch ein sehr spezielles Gebiet, hat heute das allgemeine Interesse nicht nur der Chemiker, sondern vor allem auch der Biologen und Mediziner gefunden, für welche die zugrunde liegenden Methoden ebenfalls unentbehrlich geworden sind. Die vorliegende endgültige Fassung des Werkes war erst möglich geworden, nachdem die Entwicklung der Forschung auf dem methodischen Gebiet einen gewissen Abschluß erreicht hatte und sich ihr Schwerpunkt auf die Anwendung der neu erarbeiteten Methoden auf die verschiedensten Probleme der Proteinforschung verlagert hatte.

Der Leitgedanke bei der Abfassung des Manuskripts war der, eine solche Auswahl zu treffen, daß für ein bestimmtes Problem durch Analogie eine Beurteilung der besten methodischen Möglichkeiten abzuleiten sein sollte. Darum wurden die experimentellen Details der methodisch wertvollsten Arbeiten so ausführlich zitiert, daß ein Nacharbeiten ohne Einsicht der Originalstelle möglich wird. Wo immer angängig, wurde versucht, durch Abbildungen, graphische Darstellungen oder Tabellen das Wesentliche anschaulicher, prägnanter und kürzer zu fassen als durch umständliche Texte. Diskussionen über die Leistungsfähigkeit und die Grenzen der einzelnen Verfahren sowie Darlegungen wichtiger theoretischer Zusammenhänge vervollständigen das Werk.

SPRINGER-VERLAG / BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

Diesem Heft liegen drei Prospekte des Springer-Verlages, Berlin · Göttingen · Heidelberg, bei.

Springer-Verlag, Berlin · Göttingen · Heidelberg. — Druck der Universitätsdruckerei H. Stürtz AG., Würzburg.
Printed in Germany.